

SÉRIE A, N° 1481

N° D'ORDRE :

2347

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Cécile SOSA-BOURDOUIL

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE GÉNÉTIQUE DE QUELQUES CARACTÈRES BIOCHIMIQUES
DU GENRE « PISUM ».

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

30 MAI 1934

Soutenues le 30 mai 1934 devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY . . .	Président.
BLARINGHEM . . .	} Assesseurs.
COMBES	

PARIS

Éditions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

—
1934

SÉRIE A, N° 1481

N° D'ORDRE :

2347

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Cécile SOSA-BOURDOUIL

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE GÉNÉTIQUE DE QUELQUES CARACTÈRES BIOCHIMIQUES
DU GENRE « PISUM ».

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

30 MAI 1934

Soutenues le 30 mai 1934 devant la Commission d'examen.

MM. CAULLERY . . .	Président.
BLARINGHEM . . .	} Assesseurs.
COMBES . . .	

PARIS

Éditions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1934

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	{	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.
		H. LEBESGUE.	GOURSAT.
		A. FERNBACH.	WALLERANT.
		A. LEDUC.	GUILLÉT.
		Émile PICARD.	PÉCHARD.
		Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET.....	T	Électrotechnique générale.	G. BRUHAT.....	Physique.
G. BERTRAND.....	T	Chimie biologique.	E. DARMOIS.....	Physique.
M ^{me} P. CURIE....	T	Physique générale.	A. DEBIERNE.....	Radioactivité.
M. CAULLERY.....	T	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	A. DUFOUR.....	T Physique (P. C. N.).
G. URBAIN.....	T	Chimie générale.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
Émile BOREL.....	T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND.	T Botanique (P. C. N.).
L. MARCHIS.....	T	Aviation.	M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.
Jean PERRIN.....	T	Chimie physique.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
H. ABRAHAM.....	T	Physique.	ROBERT-LÉVY....	Zoologie.
E. CARTAN.....	T	Géométrie supérieure.	H. MOUTON.....	Chimie physique.
M. MOLLIARD.....	T	Physiologie végétale.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE.....	T	Physiologie générale.	Henri VILLAT....	T Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT.....	T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Ch. JACOB.....	T Géologie.
A. COTTON.....	T	Physique.	P. PASCAL.....	T Chimie minérale.
J. DRACH.....	T	Analyse supérieure.	M. FRÉCHET.....	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles FARRY....	T	Physique.	E. ESCLANGON....	T Astronomie.
Charles PÉREZ. .	T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS	Chimie organique.
Léon BERTRAND..	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN.....	T Mécanique physique et expérimentale.
R. LESPIEAU.....	T	Théories chimiques.	Foch.....	Mécanique expérimentale des fluides.
E. RABAUD.....	T	Biologie expérimentale.	PAUTEENIER.....	Physique (P. C. N.).
É. BLAISE.....	T	Chimie organique.	De BROGLIE.....	T Théories physiques.
P. PORTIER.....	T	Physiologie comparée.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
P.-A. DANGEARD..	T	Botanique.	P. JOB.....	Chimie générale.
V. AUGER.....	T	Chimie appliquée.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
M. GUICHARD.....		Chimie minérale.	PRENANT.....	Zoologie.
Paul MONTEL....	T	Mécanique rationnelle.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERT..	T	Anatomie et histologie comparées.	BOHN.....	Zoologie (P. C. N.).
L. BLARINGHEM..	T	Botanique.	COMBES.....	Sciences natur. (P. C. N.).
O. DUBOSQ.....	T	Biologie maritime.	GARNIER.....	Mécanique rationnelle.
G. JULIA.....	T	Mécanique analytique.	PÉRES.....	Mécanique des fluides.
C. MAUGUIN.....	T	Minéralogie.	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY..		Pétrographie.	LAUGIER.....	Physiologie générale.
H. BÉNARD.....	T	Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
A. DENJOY.....	T	Calcul différentiel et calcul intégral.	M. CURIE.....	Physique (P. C. N.).
L. LUTAUD.....	T	Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD.....	T Hautes températures.
Eugène BLOCH...	T	Physique théorique et physique céleste.	CHAZY.....	Mathématiques.
			GAULT.....	Chimie (P. C. N.).
			CROZE.....	Physique.
			DUPONT.....	Chimie (P. C. N.).
			LANQUINE.....	Géologie (S. P. C. N.).

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



A LA MÉMOIRE DE MARC BRIDEL

Professeur de Physique végétale
au Muséum National d'Histoire Naturelle

ÉTUDE GÉNÉTIQUE

DE QUELQUES CARACTÈRES BIOCHIMIQUES

DU GENRE *PISUM*

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	250
I. — Historique.	253
PREMIÈRE PARTIE.	
Evolution des glucides de deux variétés de Pois, l'une à graines lisses, l'autre à graines ridées	257
II. — Techniques	257
III. — Les glucides des graines de Pois au cours du développement et de la germination	265
DEUXIÈME PARTIE.	
Etude des croisements de <i>Pisum</i>	275
IV. — Croisement de deux variétés de Pois, l'une à graines lisses, l'autre à graines ridées. Contrôle biochimique des règles de Mendel	275
Appendice sur les Pois bossués.	289
V. — Contrôle des résultats sur d'autres croisements entre variétés de Pois	294
VI. — Croisements entre <i>Pisum arvense</i> L. et <i>Pisum sativum</i> L.	300
Appendice sur leur teneur en azote total	308
VII. — Discussion de la nature factorielle du couple de caractères rond-ridé d'après les données physiologiques	309
VIII. — Mécanisme de la dominance du caractère amylacé chez le Pois	315
TROISIÈME PARTIE.	
Hérédité du poids de la graine chez le <i>Pisum</i>	322
CONCLUSIONS.	333

INTRODUCTION

Depuis les recherches de MENDEL sur le Pois aboutissant à la découverte de lois de l'Hérédité, de nombreux travaux se sont succédés. Les uns, basés sur la transmission des caractères de *morphologie extérieure* sont la descendance directe de ceux de MENDEL, tels ceux de DE VRIES, CORRENS, TSCHERMAK, BATESON.

A la suite des progrès de la *cytologie*, d'autres problèmes ont surgi et de nouvelles observations nous ont renseigné sur les phénomènes liés à la cellule germinale et particulièrement à la constitution de son noyau. MORGAN et son école a trouvé dans cet examen, une méthode qui, d'un point de vue différent, pouvait conduire à la démonstration des lois de MENDEL et ouvrir la voie à toute une série de recherches éclairant d'un jour nouveau les phénomènes si complexes de la transmission des caractères.

Un troisième moyen d'investigation nous est fourni par la *physiologie* et la *physico-chimie*.

Si les deux premières techniques ont atteint une grande extension et sont aujourd'hui classiques pour le génétiste, il n'en est pas de même pour la troisième entravée par des difficultés d'analyse. Certes, ces recherches sont nombreuses. Elles sont nées de la préoccupation des agriculteurs, d'obtenir des plantes ayant des qualités alimentaires déterminées avec la variété employée et d'améliorer ces qualités par la sélection et le croisement de lignées et non plus seulement par la culture. Mais souvent, les résultats obtenus par le praticien n'ont pu être utilisés par le génétiste à la compréhension des processus de l'Hérédité.

D'autre part, il faut tenir compte des difficultés devant lesquelles se trouve le physico-chimiste pour entreprendre une étude qui sous-entend des connaissances sur le chimisme particulier à chaque espèce, que nous sommes loin d'avoir acquises.

On a bien essayé de caractériser ce chimisme pour quelques groupes de plantes, par la présence, dans certaines cellules de substances spéciales telles que les essences, les hétérosides, les alcaloïdes. Mais, ce que l'on a étudié jusqu'à présent ce sont des produits d'accumulation de la cellule vivante, ne rentrant dans le métabolisme général que dans des conditions exceptionnelles. On n'a pas atteint le véritable support de l'activité vitale, c'est-à-dire

le cytoplasme et le noyau. C'est pourtant là que résident les caractéristiques essentielles de l'espèce bien plutôt que dans des produits accessoires de l'activité cellulaire.

Malheureusement, la physico-chimie du protoplasme est encore embryonnaire, et nous sommes loin de connaître la nature, les proportions, l'équilibre des matériaux, leur agencement, et surtout leur dynamisme et leurs interactions qui font que deux protoplasmes ne sont pas identiques, mais seulement plus ou moins semblables suivant le groupe et la parenté.

Néanmoins nous pouvons essayer d'atteindre la matière vivante par l'étude de produits définis et inertes à certaines phases de son métabolisme mais plus simples qu'elle-même, tel l'amidon, qui caractérisent certains côtés de l'activité vitale.

Le travail présenté aujourd'hui correspond à cette préoccupation. Il a été encouragé par deux maîtres à qui je tiens à rendre hommage.

Le premier, trop tôt disparu, Marc BRIDEL, m'initia à la recherche scientifique. Je lui dois ma formation biochimique. Il n'a malheureusement pas vu l'achèvement de cette thèse qui se serait mieux enrichie de ses idées et de son expérience. La bienveillance, la bonté qu'il m'a témoignées ont rendu mon travail facile et agréable. Qu'il me soit permis ici d'exprimer le profond regret que m'a causé la mort de ce savant maître à qui je dois beaucoup.

M. le Professeur L. BLARINGHEM m'a initiée aux recherches de génétique. J'ai pu profiter de sa vaste expérience et de ses suggestions si ingénieuses. J'ai constaté au cours de ce travail combien son interprétation originale des lois de Mendel était utile pour comprendre les phénomènes de l'Hérédité. Les facilités qu'il m'a données pour réaliser durant plusieurs années des cultures étendues, tant à la Station Berthelot dépendant du Collège de France qu'à l'Arboretum G. ALLARD d'Angers dépendant de l'Institut Pasteur ont beaucoup allégé ma tâche. Que ce maître reçoive ici l'expression de ma vive reconnaissance.

Je remercie amicalement M. J. RABATÉ, sous-directeur du Laboratoire de Physique végétale au Muséum, pour tous les renseignements qu'il a bien voulu me donner, et aussi mes camarades de ce laboratoire dont la sympathie a contribué à me faire travailler avec entrain et sécurité.

L'aide très précieuse de la Caisse nationale des Recherches scien-

tifiques m'a permis d'effectuer de nombreux déplacements à Angers et au Domaine de Richelieu où j'avais une partie de mes cultures.

J'ai étudié, dans les graines de Pois, la formation d'une substance très commune dans les plantes, l'amidon, et je me suis efforcée de voir en quoi la connaissance de son métabolisme, chez deux variétés dont la teneur en cette substance est différente, pourrait nous éclairer sur le mécanisme de la transmission aux descendants du caractère plus ou moins amy lacé de la graine.

Au point de vue génétique la question est la plus simple possible. Le milieu pouvant être considéré comme constant, c'est-à-dire n'étant pas susceptible de faire varier le chimisme particulier de la plante en ce qui concerne le taux d'amidon des graines, quels sont les changements de composition qu'entraînent des croisements par le simple jeu de l'hérédité relatif notamment à cet amidon des graines.

Au point de vue chimique, nous ne connaissons qu'en partie la constitution de l'amidon ou des amidons. Nous avons des données assez claires sur les étapes de la dégradation de cette substance *in vitro* par les acides ou par les diastases. Mais nous soupçonnons que le processus constaté *in vitro* de cette dégradation n'est pas identique dans tous les cas à celui que réalise la plante vivante. Nous avons seulement une idée des conditions de milieu et de propriétés cellulaires qui commandent l'amylogénèse. Les chimistes n'ont pas encore fait la synthèse de l'amidon, mais ils admettent que cette synthèse est en rapport chez la plante avec des propriétés diastasiques, bien qu'on n'ait pu saisir jusqu'ici les étapes de la transformation qui mène de sucres simples et solubles à la forme amidon, condensée et insoluble. N'ayant pu résoudre après bien d'autres ce problème je terminerai ce premier travail par une hypothèse sur le mécanisme de la transmission du caractère amy lacé en établissant des analogies avec ce que l'on sait ou que l'on soupçonne des réactions diastasiques.

On recherchera ensuite quelle est la part exacte de l'hérédité dans le déterminisme du poids de la graine.

Nous traiterons donc successivement les trois points suivants :

1° Les glucides de deux variétés de Pois, l'une à graines lisses, l'autre à graines ridées.

2° Etude de croisements dans le genre *Pisum* et contrôle biochimique des règles de MENDEL.

3° Hérité du poids de la graine chez le *Pisum*.

I. — Historique.

Nous ne parlerons pas de tous les travaux qui, depuis MENDEL, ont paru sur l'Hérédité du Pois. Nous renvoyons à l'excellente monographie de WELLENSIEK S. J. (1925) sur ce sujet. On se bornera à signaler les principaux mémoires relatifs à la forme des graines, notamment au caractère ridé-rond.

Nous distinguerons tout d'abord avec plusieurs génétistes le caractère « ridé » (wrinkled-gerunzelt) du caractère « bossué » (indent-bucklig). Le caractère bossué a été trouvé sur des Pois à pellicule et à fleurs colorées et semble lié d'après B. KAJANUS (1923-24) à certaines propriétés de l'ovule maternel, alors que le caractère « ridé » dépend strictement de l'embryon. Les grains d'amidon du Pois bossué offrent, contrairement au Pois ridé, des formes analogues à celles des graines lisses. Nous verrons que nos analyses biochimiques les rapprochent beaucoup de ce type.

On s'occupera donc surtout de l'aspect « rond ou lisse » et de l'aspect « ridé » dont nous sommes parti pour choisir les variétés utilisées dans ce travail.

Cette distinction de forme « rond », « ridé », est le point de départ des travaux de MENDEL (1865). Il a constaté que, dans le croisement « rond $\times$ ridé », la forme ronde domine en F_1 . En F_2 , MENDEL trouve une disjonction monohybride avec la répartition suivante : 5.474 ronds pour 1.850 ridés, soit sensiblement la proportion 3 : 1. En F_3 , les graines ridées donnent des plantes à graines ridées uniquement, et, sur 565 graines rondes, 193 donnent des plantes à graines rondes, 372 donnent lieu à une disjonction.

WHITE D. E. (1917) a symbolisé le facteur rond par R, RR correspondant au type rond, rr au type ridé.

Divers auteurs ont tenté de préciser, autrement que par la vue du simple aspect extérieur, les différences existant entre les deux types de graines.

GREGORY R. P. (1903) trouve que les Pois ridés ont des grains d'amidon composés, tandis que les Pois ronds ont des grains

d'amidon simple. Le premier, il note des formes de graines irrégulières qui peuvent être rattachées au Pois rond et distinguées de l'aspect véritablement « ridé ». Il croit que ce dernier aspect est dû à un processus physiologique particulier.

BATESON W. and KILBY (1905) rapprochent le cas de ces Pois de celui du maïs ridé et évoquent l'idée d'un processus de digestion qui commencerait avant la fin de la maturation de la graine ridée contrairement à ce qui se passe pour la graine ronde. Cette suggestion n'est donnée par les auteurs que pour inviter les chimistes à prendre la chose en main en vue de déterminer la véritable nature du phénomène. Les mêmes auteurs précisent les différences génétiques entre graines ridées et graines bossuées.

DENATHE constate le premier que les graines ridées contiennent plus d'eau à maturité que les graines rondes. Il explique aussi la forme ridée des cotylédons, qui, par dessiccation perdent plus d'eau que les graines rondes. Inversement il trouve pour les Pois ridés secs une faculté plus grande d'absorber l'eau que pour les Pois ronds. Il a eu l'idée d'analyser les graines mais les résultats doivent être repris.

DARBISHIRE H. D. (1908) a examiné le comportement de la forme des grains d'amidon au cours de croisements. Il détermine la forme de l'amidon par le rapport, multiplié par 100, de la largeur à la longueur du grain. Ce rapport, pour les Pois ronds, a la valeur de 66,14 (voisin de celui de l'amidon de pomme de terre ; il l'appelle forme *p*). Pour les Pois ridés, il est de 92,19 (forme C). En F_1 les grains d'amidon sont intermédiaires et se rapprochent de la forme C. F_2 n'a pas été examiné, mais F_3 l'a été. Il y trouve des grains ronds, des grains de forme *p* et des intermédiaires, tous étant plus ou moins composés. Il conclut sans autres preuves à une ségrégation indépendante. De plus, il trouve une graine F_1 dont le pouvoir absorbant vis-à-vis de l'eau est intermédiaire. Il conclut à la ségrégation indépendante de quatre caractères :

1. Forme de la graine (lisse ou ridée).
2. Pouvoir absorbant vis-à-vis de l'eau (élevé ou bas).
3. Forme des grains d'amidon.
4. Nature des grains d'amidon (simples ou composés).

Cette manière de voir a été très critiquée par KAPPERT H. (1915-1920). D'après cet auteur, la graine ridée n'a pas de grains d'amidon composés, mais des grains simples plus ou moins fendillés. Ces

fentes seraient dues à des agents de digestion qui, avant la maturation complète, accroîtraient la teneur en sucres.

En F_1 , il trouve que la forme crevassée (correspondant à la forme composée de DARBISHIRE) domine avec plus de régularité que ne l'avait pensé celui-ci. En retournant les grains examinés il aperçoit des fentes sur des grains, qui, à première vue, paraissaient entiers. Pour la forme des grains KAPPERT constate en F_1 un état intermédiaire s'approchant de la forme elliptique (forme p de DARBISHIRE), ceci en désaccord avec ce dernier. Quoi qu'il en soit, la forme d'amidon du Pois lisse n'est pas absolument dominante. En ce qui concerne la cause de l'aspect ridé, KAPPERT l'attribue après DENAÏFFE à la perte d'eau considérable des cotylédons, ceux-ci provoquant le plissement de la cuticule ; cette perte d'eau est corrélative d'un plus grand pouvoir d'absorption après dessiccation. Ces différences seraient dues à des divergences chimiques relatives aux teneurs en substances solubles et amidon. L'amidon retient plus l'eau que les substances solubles. Ces différences sont en relation comme il est montré en F_3 avec la forme plus ovale ou plus ronde du grain d'amidon.

Finalement KAPPERT admet que dans les Pois lisses il existe un facteur R absent dans les Pois ridés et qui est à l'origine à la fois des différences chimiques, des différences de perte en eau à la maturation et de la forme de la graine sèche. Ce facteur provoque les changements de forme et le crevassement des grains d'amidon ; les altérations dépendant des substances dissoutes et de leur concentration. Il ne parle plus, dans sa dernière publication, de l'état intermédiaire des grains d'amidon qu'il a vu en F_1 et qui ne cadre plus avec sa dernière conception.

D'autre part MAIGE (1926), qui n'a pas étudié l'amidon du Pois dans des croisements génétiques, mais a suivi en cytologiste l'évolution des grains d'amidon dans les graines rondes et dans les graines ridées, a établi les résultats suivants :

L'amylogénèse dans les cotylédons de Pois ridés se différencie de l'amylogénèse chez le Pois rond :

1° Par la forme arrondie dès l'origine des grains d'amidon et par le caractère pluriloculaire assez accusé des plastes à tous les stades.

2° Par l'apparition en raison de l'affaiblissement du pouvoir amylogène des plastes primitifs, de plastes amylofères qui semblent

demeurer au stade amylodextrine et disparaissent à la fin de la maturation.

3° Par l'apparition de plastes tardifs parfois nombreux et agglomérés en masses plus ou moins volumineuses et par la réaction bourgeonnante pluriloculaire que présentent fréquemment les plastes primitifs dans les cellules où l'évolution amylogène s'arrête prématurément.

Ainsi partis de considérations de morphologie externe on est amené à faire une étude physiologique et physico-chimique du caractère mendélien ridé-rond.

PREMIÈRE PARTIE

ÉVOLUTION DES GLUCIDES DE DEUX VARIÉTÉS DE POIS L'UNE A GRAINES LISSES, L'AUTRE A GRAINES RIDÉES

II. — Techniques.

A. *Principe.*

Les méthodes employées pour les analyses sont inspirées de la technique de BOURQUELOT Em. (1901). Elles sont basées sur le dosage du sucre réducteur formé après hydrolyse diastasique des glucides.

Les méthodes qui reposent sur l'hydrolyse acide ne sont guère applicables aux plantes, car les acides dédoublent indifféremment beaucoup de glucides, si bien que le résultat donne seulement des indications sur la quantité du mélange de ces glucides.

L'hydrolyse diastasique est plus spécifique, puisqu'elle s'exerce électivement sur un produit ou un groupe de produits déterminés. En général elle ne provoque pas l'altération des produits de l'hydrolyse comme le font parfois les acides. La plus grande sécurité qu'elle fournit, porte donc sur la nature et la quantité des glucides dosés. Mais cette méthode, pour être employée correctement, exige un certain nombre de précautions.

On sait en effet que la vitesse de l'hydrolyse diastasique dépend du milieu. Cette vitesse peut tendre vers 0 si elle s'opère dans un milieu défavorable. Lorsqu'on fait l'hydrolyse d'extraits végétaux on ne connaît pas tous les éléments du milieu ni leur action sur la diastase. Mais en général ces milieux sont assez favorables à l'action diastasique. On peut d'ailleurs s'en assurer empiriquement pour chaque plante. Il suffit en effet d'effectuer :

1° Un essai témoin, comprenant la solution aqueuse de l'extrait

de plantes auquel on ajoute une quantité n de poudre diastasique.

2° Un deuxième essai, comprenant les éléments précédents, plus une certaine quantité a d'un glucide tributaire de la diastase employée.

On dose au bout d'un temps t les sucres réducteurs formés dans les deux essais. On peut ainsi s'assurer que le glucide ajouté a été entièrement hydrolysé.

La méthode biochimique nous renseigne aussi sur la nature des glucides hydrolysés par une diastase déterminée, en faisant le calcul de l'indice de réduction enzymolytique dont la définition est la suivante (BOURQUELOT, Em.) (1901-1907) :

L'indice de réduction enzymolytique est le nombre de milligrammes de produits réducteurs exprimé en glucose formés dans 100 centimètres cubes de solution sous l'influence de l'enzyme pour un changement de déviation polarimétrique de 1° observé au tube de 2 décimètres.

Lorsqu'un indice correspond à une valeur connue il est possible que le glucide hydrolysé soit identifiable avec le glucide connu possédant cet indice.

Lorsque dans une même plante il existe plusieurs glucides hydrolysables par la même diastase l'indice de réduction enzymolytique est la résultante des indices particuliers à chaque glucide en rapport avec la quantité de ces glucides qui existent dans le milieu. Lorsqu'un indice enzymolytique ne correspond pas à une valeur connue nous pouvons avoir affaire à un mélange de glucides hydrolysables par la même diastase, ou bien à un glucide nouveau. La méthode de BOURQUELOT peut donc servir à déceler la présence de glucides non encore connus dans une plante. Elle ne suffit pas, elle est seulement une indication.

B. Application.

Les techniques employées comprennent :

1° La stabilisation et la séparation par l'alcool bouillant des glucides solubles et des glucides insolubles dans la plante.

2° Le dosage de ces glucides par la méthode biochimique sur l'extrait soluble d'une part, puis sur le résidu insoluble d'autre part.

1° *Traitement à l'alcool.* — Les graines préalablement pesées

sont plongées dans l'alcool à 95° bouillant pendant 20 minutes, de façon à effectuer la destruction des diastases qu'elles contiennent. On évite ainsi tout changement ultérieur de composition qui serait dû à l'action de ces diastases. Les graines sont ensuite finement broyées et épuisées par de nouvel alcool à 75° bouillant. Le résidu insoluble recueilli sur entonnoir de Büchner est lavé à l'alcool, séché et pesé. Il sera utilisé pour le dosage de l'amidon.

Les solutions alcooliques sont réunies, filtrées et distillées à sec. Le résidu est repris par l'eau distillée et la solution amenée à un volume déterminé. Sur cette solution sera effectué le dosage des glucides solubles.

2° *Dosage des glucides solubles dans l'alcool.* — On fera sur cette dernière solution des mesures :

- a) de rotation polarimétrique;
- b) de quantité de sucres réducteurs.

Avant d'effectuer ces opérations il est nécessaire de déféquer chaque fois la quantité de liquide dont on a besoin, de façon à éliminer les substances réductrices ou pourvues de pouvoir rotatoire étrangères aux glucides. Pour cela on fait une prise d'essai de 20 centimètres cubes par exemple, mesurée exactement à laquelle on ajoute 2 centimètres cubes d'extrait de Saturne. On agite. On ajoute 2 centimètres cubes de sulfate de soude qui a pour rôle de précipiter l'excès de plomb et de faciliter la filtration. Après agitation et filtration on examine le liquide clair au polarimètre. On dose ensuite la quantité de sucres réducteurs par la méthode de M. Gabriel BERTRAND (1906). On détermine ensuite :

a) La déviation polarimétrique et le sucre réducteur initial.

b) Au liquide restant on ajoute 0 gr. 2 (pour 100 cm³) d'invertine environ, préparée suivant la méthode de Bourquelot. Cette poudre ne contient pratiquement que de la sucrase capable de rompre la liaison fructo-glucose telle qu'elle existe dans le saccharose et quelques autres sucres.

L'invertine ayant cessé d'agir (ce que l'on constate par deux résultats de dosage identiques effectués dans un intervalle de temps suffisant) on fait la lecture polarimétrique et le dosage de sucres réducteurs comme précédemment (1).

(1) On remarquera que le mode de préparation de la poudre fermentaire a une grande importance sur l'action précise que l'on veut obtenir à l'exclusion de tout autre (Remarque de Marc BRIDEL).

c) Le liquide restant est additionné de 0 gr. 2 d'émulsine préparée suivant la méthode de M. BRIDEL et M. DESMAREST (1928) qui contient entre autres ases une glucosidase β susceptible de libérer le *d*-glucose β des combinaisons où il est engagé, et une galactosidase β .

On détermine à nouveau le sucre réducteur et la rotation polarimétrique.

d) Après ces opérations, pour s'assurer de la présence ou de l'absence du maltose on peut faire agir sur le liquide restant la pancréatine qui hydrolyse le maltose en glucose. L'augmentation du taux de sucre réducteur nous renseignera sur sa présence.

Pour ne rien préjuger de la nature des sucres qui comporte dans la méthode la part d'indétermination dont nous avons parlé (l'identification parfaite ne pouvant avoir lieu que sur des produits cristallisés et purs) nous nous sommes borné sans autres calculs à donner les chiffres suivants :

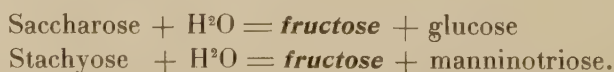
1° Sucre réducteur initial.

2° Sucre réducteur après action de l'invertine.

3° Sucre réducteur après action de l'émulsine.

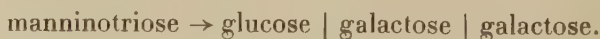
Mais nous savons déjà par les travaux de TANRET (1913) qu'il existe sûrement dans le Pois du saccharose et très probablement du stachyose.

Dans un mélange de ces sucres l'action de l'invertine est la suivante :



Donc, après l'action de l'invertine, nous obtenons un mélange de glucose et de fructose dus à l'hydrolyse complète du saccharose ; de fructose et de manninotriose, dû à la libération de la molécule, de fructose du stachyose par la même diastase.

Si l'on fait agir ensuite sur cette solution, l'émulsine, on obtiendra l'action suivante :



Le manninotriose, triholoside réducteur libéré au cours de l'hydrolyse du stachyose par l'invertine, est hydrolysé par l'émulsine avec formation d'un mélange de deux molécules de galactose et d'une molécule de glucose, comme VINTILESCO l'a montré en 1909.

Cette hydrolyse est lente et il faut près d'un mois pour qu'elle soit totale. Elle se manifeste par une diminution de la rotation droite et par une augmentation du sucre réducteur.

L'indice de réduction enzymolytique théorique du manninotriose est 386. Le calcul de l'indice dans l'essai permet déjà de reconnaître si le principe hydrolysé peut être du stachyose.

Pour obtenir la quantité de stachyose existant dans le liquide avant l'essai, on multiplie par le facteur 1,89 le sucre formé par l'émulsine.

Le chiffre trouvé multiplié par le facteur 0,52 donnera la quantité de sucre réducteur formé par l'invertine aux dépens du stachyose. En retranchant cette quantité du sucre réducteur formé par l'invertine on obtient un reste qui doit représenter le sucre réducteur provenant du saccharose. En multipliant le reste par 0,95 on obtient la quantité de saccharose existant dans l'essai.

Nous verrons plus loin à quoi ont abouti ces calculs.

3° *Dosage de l'amidon.* — On s'est servi pour l'hydrolyse de l'amidon d'une poudre de pancréas qui contient à côté de l'amylase une maltase active comme l'ont montré FABRE et PÉNAU (1923). On peut donc arriver à l'aide de cette poudre fermentaire, au stade glucose.

Le procédé donné par le Codex pour mesurer l'activité de la pancréatine a été employé par certains auteurs avec diverses modifications pour aboutir au dosage de l'amidon, une fois cette activité déterminée. On obtient alors la quantité d'amidon contenu dans la plante en multipliant la quantité de sucre réducteur formé au bout d'un temps fixe (une ou deux heures) à une température constante (40 ou 50°), par le rapport $\frac{\text{amidon}}{\text{sucre réducteur}}$ obtenu pour l'amidon pur dans les mêmes conditions.

Mais la vitesse de l'hydrolyse dépend de facteurs autres que l'activité propre de la pancréatine. Dans les plantes, on ne connaît pas, *a priori*, tous les facteurs qui peuvent agir sur cette vitesse. D'une manière générale, la quantité de diastase étant au-dessus d'une certaine limite par rapport à la substance à hydrolyser, la vitesse diminue à mesure que la quantité de substance à hydrolyser diminue. Dans le cas de la pancréatine, si l'on arrête l'hydrolyse au bout de une ou deux heures, les actions diastasiques étant loin d'être terminées, les différences de vitesse entre l'essai témoin et

l'essai sur la plante peuvent être assez notables pour produire des erreurs importantes dans l'interprétation.

Plus on s'approche de la fin de l'hydrolyse, plus les erreurs commises sont faibles.

C'est sur cette dernière remarque que repose le dosage que nous proposons.

Au bout de trois jours, 1 gramme d'amidon donne 1 gramme de sucre réducteur environ. Du 3^e au 5^e jour d'hydrolyse, la quantité de sucre réducteur formé devient insignifiante. En arrêtant l'hydrolyse au bout du 4^e jour on obtient une approximation suffisante comme nous le montrerons dans le cas de trois plantes.

On s'est servi d'une poudre de pancréas obtenue par broyage et séchage dans le vide à 0°.

Son activité sur le maltose a été vérifiée. Il faut forcer la quantité de poudre généralement employée pour que l'action sur le maltose ne traîne pas. Cela n'a pas d'inconvénient, la poudre de pancréas n'étant pas réductrice même après une macération de 15 jours dans l'eau, comme nous l'avons vérifié.

On a employé 0 gr. 5 de poudre de pancréas (cette quantité est largement suffisante) dans 100 centimètres cubes d'une solution contenant 0 gr. 541 de maltose, en présence de toluène.

DéviatiOn polarimétrique initiale ($l = 2$) . . .	$\alpha = + 1020'$
Sucre réducteur (exprimé en glucose) . . .	$= 0 \text{ gr. } 307$
Après 4 jours.	$\alpha = + 26'$
Sucre réducteur (exprimé en glucose) . . .	$= 0,537$

Ce qui correspond à 99,2 0/0 de maltose hydrolysé.

Indice de réduction enzymolytique trouvé . . .	255
Indice théorique.	275

L'erreur de lecture possible au polarimètre est de 2'. La mesure du sucre réducteur effectuée par la méthode de M. G. BERTRAND est beaucoup plus précise.

L'action de la poudre de pancréas sur le maltose peut être employée pour déceler et doser celui-ci dans les plantes de la même façon que BOURQUELOT, BRIDEL et HÉRISSEY ont employé l'invertine, l'émulsine, la rhamnodiastase, etc. au dosage des sucres et des hétérosides. Dans les essais biochimiques, on se servira de poudre de pancréas après l'action de ces diastases, en s'assurant au préa-

lable que les diastases précédemment employées n'ont aucune action sur le maltose.

Hydrolyse de l'amidon. — On fait un empois avec 0 gr. 5 d'amidon, pesés au milligramme près, dont on a déterminé la teneur en eau dans le vide à 50°, dans l'appareil de BOUILLOT (1923). Le liquide refroidi à 40° est additionné de 0 gr. 5 environ de poudre de pancréas et mis à l'étuve à 40°. Au bout de 4 jours on dose le sucre réducteur formé. On vérifie au bout du 5^e jour que la quantité de sucre réducteur n'a pas sensiblement varié. En ajoutant de la poudre de pancréas à ce moment la vitesse de la réaction n'a pas varié. Au bout de 12 jours on constate un accroissement de sucre réducteur de 2 à 3 o/o.

Les essais ont porté sur les amidons provenant de 7 espèces de plante. On a obtenu les résultats suivants :

TABLEAU I

Hydrolyse diastasique de quelques amidons.

	Teneur en eau o/o	Poids sec en mgr.	Sucre réducteur		Déviation polarimétrique après hydrolyse (l = 2 dm.)
			obtenu	o/o d'amidon sec	
Pois	13,6	509	511	100	+ 32'
		475	477	—	+ 30'
		557	560	—	
Pommes de terre .	15,15	818	826	100	
		435	442	101	+ 28'
Riz.	12	477	477	100	+ 30'
Mais	13,51	557	558	100	
		354	355	—	
Blé.	13,08	438	431	98	+ 30'
		578	566	—	
Manioc	12,33	536	537	100	+ 34'
		438	441	—	+ 30'
Marantha.	14,35	412	413	100	+ 26'
		339	339	—	+ 22'

Dans les plantes, le dosage est effectué de la façon suivante :

Le résidu insoluble dans l'alcool est broyé finement. On fait un prélèvement tel que la quantité d'amidon n'excède pas 1 gramme. On fait un empois. Le reste des opérations est mené comme précédemment.

L'amidon a été dosé dans les graines de Maïs, de Pois, de Fèves des marais.

Pour s'assurer de la fidélité de la méthode, on a dosé le sucre réducteur formé au bout de 4 jours, dans les graines seules et dans les graines auxquelles on a ajouté une quantité connue d'amidon pur. La teneur en amidon de la graine est calculée d'après le premier essai ; le deuxième dosage doit donner la somme de ce dernier amidon et de l'amidon ajouté.

Avant le dosage du sucre réducteur on peut déféquer le liquide au sous-acétate de plomb. Cette dernière précaution ne paraît pas d'ailleurs indispensable dans tous les cas.

Pois.

Pois seul :		
Prise d'essai (Insoluble dans l'alcool)		1,164
Sucre réducteur formé par hydrolyse (en glucose)		0,519
Pois + amidon pur de Pois :		
Insoluble correspondant à	Sucre réducteur	0,421
Amidon	—	0,208
Sucre réducteur calculé		0,629
— trouvé.		0,630

Fève des marais.

Fève seule :		
Prise d'essai (Insoluble dans l'alcool)		1,101
Sucre réducteur formé par hydrolyse		0,510
Fève + amidon pur :		
Fève. Prise d'essai 0,913 correspondant à . . .	Sucre réducteur	0,423
Amidon	—	0,310
Sucre réducteur calculé		0,733
— trouvé.		0,720

Maïs.

Maïs seul :		
Prise d'essai (Insoluble dans l'alcool)		0,905
Sucre réducteur par hydrolyse		0,654
Maïs + amidon de maïs :		
Maïs. Prise d'essai 0,645 correspondant à . . .	Sucre réducteur	0,466
Amidon	—	0,139
Sucre réducteur calculé		0,605
— trouvé.		0,594

On voit que les résultats trouvés correspondent à 2 o/o près aux résultats calculés.

A l'aide de ces techniques nous allons analyser les graines.

III. — Les glucides des graines de Pois au cours du développement et de la germination.

A. Analyse des graines mûres.

Le tableau suivant résume les résultats obtenus par l'analyse biochimique de graines mûres et dans l'état de dessiccation correspondant à la semence conservée à l'air libre et sont exprimés pour 100 grammes de ces graines.

	<i>Pisum sativum</i> L.	
	Variété Le Délicieux (ridé)	Variété Très hâtif d'Arras (rond)
Substance sèche	84 o/o	83,8 o/o
Rotation polarimétrique initiale ($l = 2$ et pour 100 gr. dans 100 cm ³).	+ 25°8	+ 12°
Sucre réducteur initial	0 gr. 15	traces
Sucre réducteur après action de l'invertine.	8 gr. 37	3 gr. 10
Sucre réducteur après action de l'émulsine.	14 gr. 4	7 gr. 5
Stachyose (calculé)	11 gr. 4	
Saccharose —	2 gr. 1	
Amidon.	19 gr. 8	34 gr. 6

On voit d'après ces chiffres que le Pois ridé variété « Le Délicieux » contient plus de principes hydrolysables par l'invertine et par l'émulsine que le Pois rond variété « Très hâtif d'Arras », puisqu'il s'est formé, sous l'action de l'invertine, 8 gr. 2 de sucres réducteurs au lieu de 3 gr. 10, et sous l'action de l'émulsine 6 grammes au lieu de 4 gr. 4.

Le Pois ridé renferme par contre beaucoup moins d'amidon, 19 gr. 8 au lieu de 34 gr. 6.

Mais il y a encore une autre différence que révèle l'action de l'émulsine. Si l'on fait les calculs indiqués plus haut on trouve d'abord que l'indice de réduction enzymolytique ne correspond pas à celui du mannitotriose 386. Avec le Pois « Le Délicieux » il est légèrement supérieur à 500 et avec le Pois « Très hâtif d'Arras » il est encore plus élevé. En supposant néanmoins que tout le sucre

réducteur formé par l'émulsine provienne de l'hydrolyse du manninotriose, on trouve que le Pois ridé doit renfermer 11 gr. 4 de stachyose et 2 gr. 16 de saccharose. Mais si nous faisons les mêmes calculs pour le Pois rond nous arrivons aux conclusions suivantes :

Ce Pois devrait renfermer 8 gr. 2 de stachyose donnant sous l'action de l'invertine 4 gr. 2 de sucre réducteur alors qu'il s'en est formé 3 gr. 1.

L'indice de réduction, différent de celui du manninotriose, et les résultats des calculs précédents, indiquent qu'il existe dans ce Pois, en quantité importante, un ou plusieurs principes glucidiques hydrolysables par l'émulsine et différents du stachyose.

Ce ou ces principes ne sont pas réducteurs et les résultats de l'essai ne permettent pas de reconnaître leur nature. A cause de leur présence il est impossible de déterminer la quantité exacte de stachyose existant dans la graine.

Il est vraisemblable que ce ou ces principes existent également dans le Pois ridé puisque l'indice de réduction enzymolytique obtenu par l'action de l'émulsine est nettement plus élevé que celui du manninotriose. Ils seraient toutefois en proportion moins importante relativement à l'ensemble des glucides solubles puisque leur présence ne masque pas entièrement la présence du saccharose. S'il en est ainsi, la quantité de stachyose évaluée (11 gr. 4) serait trop forte et la quantité de saccharose (2 gr. 16) trop faible.

Les calculs effectués n'auront pas été inutiles puisqu'ils ont permis de mettre en évidence une différence intéressante dans la composition des graines des deux variétés.

Le Pois ridé « Le Délicieux » se distingue donc nettement du Pois rond « Très hâtif d'Arras » 1° par une plus grande quantité de glucides solubles hydrolysables par l'invertine et par l'émulsine ; 2° par une plus faible quantité d'un glucide insoluble dans l'alcool, l'amidon.

B. Variabilité de la composition en glucides du Pois avec quelques milieux.

Pour étudier la transmission de caractères chimiques il est nécessaire que toutes les plantes, lignées pures et hybrides évoluent dans un milieu identique.

A défaut de cette condition, on doit s'assurer de la stabilité de

la composition de la graine malgré les variations de climat et de terrain qui peuvent être introduites involontairement.

On ne tiendra compte dans les résultats génétiques que des analyses de graines ayant mûri à Bellevue (S.-et-O.). Nous avons aussi cultivé des plantes à Angers (M.-et-L.) et à Richelieu (I.-et-L.). M. MIÈGE, directeur de la station d'essai de Semences au Maroc, a bien voulu faire pour nous quelques cultures aux environs immédiats de Rabat. Nous l'en remercions bien sincèrement.

Les résultats suivants ont été obtenus (rapportés à 100 grammes de grains à l'état de semence).

TABLEAU II

Variations de composition suivant l'origine.

	Bellevue (S.-et-O.)		Angers (M.-et-L.)	Maroc (Rabat)
	1931	1933	1932	1933
<i>Var. Le Délicieux (ridé) :</i>				
Substance sèche	84	85	85,8	86
Sucre { initial	0,15	0,2	0,2	0,12
réducteur { après action de l'invertine .	8,3	7,9	7,8	8,7
après action de l'émulsine .	14,4	13,1	12,9	12,4
Amidon	19,8	20,0	19,6	20,5
<i>Var. Très hâtif d'Arras (rond) :</i>				
Substance sèche	83,8	86	85	86,3
Sucre { initial	traces	traces	traces	traces
réducteur { après action de l'invertine .	3,1	3,6	3,9	4,0
après action de l'émulsine .	7,5	7,2	7,2	7,6
Amidon	34,6	34	33,6	34,9

Ce qui apparaît le plus stable malgré les climats et les divers terrains est le taux d'amidon de la graine.

Pour que nous ayons le droit d'opposer les variétés par leur caractères chimiques il fallait que la variabilité de ces caractères à l'intérieur des variétés soit, de beaucoup, plus faible que les divergences constantes entre variétés.

Le tableau précédent nous permet de voir l'ordre de grandeur

des divergences nécessaires pour en tirer une conclusion au point de vue de la génétique.

Nous voyons que l'amidon présente plus de sécurité que les glucides solubles.

C. Variation des glucides au cours de la formation et de la maturation des graines.

Pour expliquer les différences de composition entre les pois ridés et ronds nous avons étudié l'évolution des glucides au cours du développement de la graine.

Les deux variétés ont été cultivées côte à côte. Les récoltes ont eu lieu au mois de juillet 1931.

La floraison de ces plantes s'étend sur une période assez longue, aussi les fruits ont-ils été recueillis suivant leur état de développement. Nous avons ainsi établi six stades de développement qui correspondent aux aspects suivants :

Au stade I, le grain est petit, ovale, complètement mou, les parois des gousses sont accolées l'une contre l'autre.

Au stade II, les parois des gousses commencent à se séparer mais les grains sont encore plats.

Au stade III, les grains sont plus gros et la section de la gousse s'arrondit nettement.

Au stade IV, le légume a une section parfaitement ovale et les grains sont sphériques.

Au stade V, le légume est encore complètement vert ainsi que les grains.

Au stade VI, la gousse et les grains commencent à jaunir. Il se fait un durcissement des parois du légume avec deux dénivellations correspondant à la nervure et à la suture de la gousse. La graine est mûre.

Ces étapes sont précisées dans le tableau suivant par le nombre moyen des graines contenues dans 100 grammes pesés à l'état frais et par le rapport entre le poids des graines et le poids des gousses.

Les résultats sont relatifs à 100 grammes de substance fraîche.

La composition a été déterminée en suivant le mode opératoire employé pour les graines sèches.

TABLEAU III

Variations de composition pendant la formation des graines.

Stades	I	II	III	IV	V	VI	Graine sèche
Pois « Très hâtif d'Arras » (rond) :							
Nombre de graines p. 100 gr.		983		377		190	
Poids des graines							
Poids des gousses	0,11	0,22	0,31	0,42	0,80	2,09	
Résidu sec o/o	17,2	18,5	20	24,7	39,6	49,5	83,8
Rotation polarimétrique initiale ($l = 2$)	+ 2°4	2°9	5°6	5°5	4°0	4°9	12°0
Sucre réducteur { initial	0,71	0,4	0,27	0,10	0,08	0,08	traces
{ après action de l'invertine . .	3,4	5,1	5,2	4,6	1,8	1,6	3,1
{ après action de l'émulsine . .	3,4	5,1	5,2	4,6	2,8	2,9	7,5
Amidon	2,1	2,7	3,5	7,5	16,7	20,6	34,6
Pois ridé « Le Délicieux » :							
Nombre de graines dans 100 gr.				264	134	104	
Résidu sec o/o				20,3	23,3	30,0	84
Rotation polarimétrique initiale				+ 3°7	5,8	5,8	25,8
Sucre réducteur { initial				0,12	0,11	0,13	0,15
{ après action de l'invertine . .				3,1	3,6	3,7	8,4
{ après action de l'émulsine . .				3,2	3,9	4,2	14,4
Amidon				3,17	4,3	7,23	19,8

POIS ROND. — En examinant les résultats obtenus pour le Pois « Très hâtif d'Arras » on voit que l'émulsine ne provoque aucune hydrolyse dans les quatre premiers stades. Au début de la formation de la graine il n'existe donc ni stachyose, ni autre principe de même nature que nous avons décelé dans la graine sèche.

On trouve dès le stade I, une quantité importante de saccharose 2 gr. 5 accompagnée d'une quantité plus faible de sucre réducteur 0 gr. 7. Ceux-ci diminuent progressivement pour disparaître presque complètement dans la graine sèche.

Le saccharose augmente jusqu'au stade III et diminue légèrement ensuite (stade IV). La plus forte diminution se trouve entre le stade IV et V et correspond d'une part à une très forte augmentation d'amidon de 7 gr. 5 à 16 gr. 7 et d'autre part à l'apparition de principes hydrolysables par l'émulsine en faible proportion.

Le saccharose semble ainsi partiellement utilisé à la synthèse de

l'amidon. Nous n'avons pu mettre en évidence de produits intermédiaires entre le saccharose et l'amidon. Ces résultats peuvent être rapprochés de ceux de H. COLIN et ses élèves obtenus pour d'autres plantes. Il est probable que s'ils existent, ces produits intermédiaires sont trop instables et évoluent trop rapidement vers la forme stable amidon pour qu'ils puissent être saisis séparément.

Pendant le développement, il existe toujours du saccharose dans la graine, même au moment où la synthèse de l'amidon est la plus accusée (stade V). Il est possible que la transformation du saccharose en amidon ne puisse avoir lieu que lorsqu'il existe un excès de saccharose. Dans ces conditions la condensation aurait pour limite, soit le pouvoir synthétisant de la graine, soit l'apport des sucres solubles par la sève.

L'amidon apparaît dès le début de la formation de la graine, mais sa proportion n'augmente guère dans les trois premiers stades. Son augmentation la plus forte, 7,5 à 16,7, a lieu entre les stades IV et V.

Les principes hydrolysables par l'émulsine n'apparaissent qu'au stade V alors que la teneur en amidon est déjà très élevée. Le stachyose n'apparaît donc pas avant cette étape. H. COLIN et R. FRANQUET (1928) ont remarqué l'apparition tardive du stachyose chez le Haricot, par des méthodes différentes. On peut en déduire que ce sucre n'intervient pas dans la synthèse de l'amidon. Les principes hydrolysables par l'émulsine vont en augmentant pendant la maturation de la graine alors que les glucides tributaires de l'invertine n'augmentent plus mais tendent plutôt à diminuer.

Il n'existe pas d'indication sur la provenance du galactose nécessaire à la formation du stachyose. Le galactose peut provenir, soit d'une isomérisation toujours possible du glucose ou du fructose, soit encore de l'hydrolyse des galactanes dont la présence a été signalée par MÜNTZ (1882), puis confirmée sous forme de manno-galactanes par HÉRISSEY (1902) dans les graines d'un certain nombre de Légumineuses.

Dessiccation de la graine. — De la graine mûre à la graine sèche, il y a une forte perte en eau de 50,5 à 16,2 o/o à cause de la dessiccation, la proportion d'amidon passe de 20 à 34 o/o, les sucres réducteurs formés par l'invertine de 1,56 à 3,1 o/o et les sucres réducteurs formés par l'émulsine de 1,3 à 4,4 o/o.

Le tableau suivant donne la proportion pour 100 grammes, de

ces principes existant dans la matière sèche de la graine mûre, et dans la graine sèche.

	Graine mûre	Graine sèche
Amidon	41,6	41,2
Principes hydrolysables par l'invertine	3,09	3,6
— l'émulsine	2,68	5,32

La quantité d'amidon reste donc la même pendant la dessiccation, et les principes hydrolysables par l'invertine ne subissent qu'un faible changement. Il n'en est pas de même pour les principes hydrolysables par l'émulsine dont la quantité est doublée.

Au cours de la dessiccation, il y a donc eu une transformation importante de principes immédiats qui porte sur l'augmentation de la teneur en principes hydrolysables par l'émulsine. Si cette augmentation était due uniquement au stachyose, on aurait dû observer une augmentation des principes hydrolysables par l'invertine. Comme ce n'est pas le cas, on doit en conclure qu'il s'est formé pendant la dessiccation des principes hydrolysables par l'émulsine, différents du stachyose, qui peut-être proviennent d'une hydrolyse partielle, des manno-galactanes.

En outre, comme la rotation polarimétrique initiale droite se trouve augmentée, on doit admettre un rapport étroit entre ces deux augmentations.

Les sucres réducteurs disparaissent presque complètement au cours de la dessiccation. Ils doivent être utilisés pour les besoins respiratoires de la graine dont les fonctions vitales ne se ralentissent que progressivement, et ils ne peuvent être remplacés par un nouvel apport de la plante.

La substance sèche augmente pendant l'évolution de la graine (stade I à VI); ce qui s'explique plutôt par l'accumulation de principes insolubles que par une diminution dans la quantité de l'eau.

Remarque. — Le rapport du saccharose aux sucres réducteurs est toujours supérieur à l'unité au cours de l'évolution de la graine. Il est intéressant de remarquer que c'est toujours le contraire qui existe dans les cosses. Des essais effectués aux quatre premiers stades ont montré qu'il existe de 2 gr. 8 à 3 gr. 2 de sucres réducteurs pour 0 gr. 78 à 1 gr. 90 de saccharose. Il ne se forme pas de principes hydrolysables par l'émulsine dans les cosses. Quant à l'amidon, les cosses en renferment dès le début mais en faible quantité, de 2 à 3 o/o.

POIS RIDÉ. — Dans le pois « Le Délicieux », les sucres réducteurs ne varient guère dans les trois essais, et ils sont toujours en faible proportion. Le saccharose ne varie guère non plus et les principes hydrolysables par l'émulsine existent déjà au premier stade étudié (stade IV). Quant à l'amidon sa proportion s'élève de 3,1 à 7,2 o/o à la maturation.

De la graine mûre à la graine sèche il y a une perte en eau considérable de 70 à 16 o/o. À cause de cette dessiccation l'amidon passe de 7,2 à 19,8 o/o, les sucres réducteurs fournis par l'invertine de 3,5 à 8,4 o/o, mais les sucres réducteurs fournis par l'émulsine accusent une augmentation qui n'est pas uniquement attribuable à la perte d'eau. Le tableau suivant donne la proportion pour 100 grammes de substance sèche de ces principes existant dans la graine mûre et dans la graine sèche.

	Graine mûre	Graine sèche
Amidon	24,1	23,6
Principes hydrolysables par l'invertine . .	11,8	10
— l'émulsine . . .	1,8	7,2

Il n'y a donc pas de changement notable dans la quantité d'amidon et des sucres tributaires de l'invertine. Mais la quantité de principes hydrolysables par l'émulsine a fortement augmenté comme il a déjà été observé dans le Pois rond « Très hâtif d'Arras ».

Comparaisons. — Si l'on compare maintenant l'évolution des glucides dans les deux variétés on peut faire les remarques suivantes :

Dans le Pois ridé, les principes hydrolysables par l'émulsine ont fait leur apparition alors que la teneur en amidon n'est que de 3,17 o/o. Ces principes ne sont pas encore apparus lorsque le Pois rond présente la même teneur en amidon (stade III). Le Pois « Le Délicieux » dit « sucré » renferme à la maturation et après dessiccation, beaucoup plus de saccharose que le Pois rond « Très hâtif d'Arras ». La proportion des glucides hydrolysables par l'émulsine par rapport à ceux tributaires de l'invertine est plus forte dans le pois rond que dans le pois ridé.

La formation de l'amidon s'arrête dans le pois ridé au taux de 7,2 pour 100 grammes de substance fraîche, tandis que le pois rond atteint le taux de 20 o/o. En outre, à ce moment, la teneur en eau est bien plus élevée dans le premier 70 o/o que dans le deuxième 50 o/o.

Tout se passe comme si le Pois ridé arrêta son développement au moment où sa teneur en saccharose et amidon par rapport au poids frais est assez voisine de la composition du Pois « Très hâtif d'Arras » au stade IV.

La condensation des sucres simples en amidon, s'arrêtant à ce stade, où la graine a une très forte proportion d'eau, la dessiccation commence. Les membranes cellulaires, très distendues par l'eau, vont alors s'affaisser et donner à la graine l'aspect ridé que l'on connaît, et qui lui vaut son nom. La richesse en glucides solubles du pois ridé sec, tient donc moins à une véritable abondance de ces glucides, qu'à une incapacité partielle de la graine à les condenser en amidon.

A cause de cette incapacité, la proportion de glucides solubles ne varie plus ; il n'y a plus, en ce qui les concerne, rupture d'équilibre entre la graine et la plante. Celle-ci ne fournit plus ainsi de nouvel apport de glucides solubles à la graine, dont l'évolution s'arrête.

Cette incapacité de condensation que l'on a mise en évidence pour l'amidon, est peut-être applicable pour d'autres substances et pour toute la plante à graines ridées. Elle a peut-être pour contrepartie, cette prolifération des tissus, cette activité de croissance, cette malléabilité, qui frappent dans la comparaison au cours du développement, des variétés à graines ridées, aux variétés à graines lisses.

On énonce en physiologie, un principe d'après lequel il s'établit une sorte de balancement organique qui fait que, lorsqu'une partie ou une propriété de la plante n'a pas la possibilité de se développer entièrement d'autres parties ou d'autres propriétés s'en trouvent accrues.

Les produits condensés et rendus insolubles forment un dépôt inerte qui se trouve hors de service pendant le développement de la plante. Les produits solubles et simples très labiles sont plus actifs en ce sens qu'ils peuvent contribuer tels quels, sans autres transformations à l'accroissement de la cellule et à sa multiplication. On le constate, lorsqu'on fait des cultures de tissus par exemple. On nourrit les tissus avec des substances solubles et relativement simples de préférence aux formes condensées et insolubles parce qu'on fournit ainsi les meilleures conditions de leur développement.

A un autre point de vue on peut suggérer comme l'a fait

M. L. BLARINGHEM : la condensation chimique, l'insolubilisation des inclusions du protoplasme est un indice précurseur de la stabilisation des tissus ; tout ce qui arrête leur accroissement prélude à leur vieillissement.

Nous retiendrons seulement de ce chapitre les données utiles pour les expériences qui vont suivre : Si le pois ridé renferme, quand il est mûr, plus de glucides solubles et moins d'amidon que le pois rond et s'il est plus hydraté, c'est que son évolution est limitée à un stade que dépasse nettement le pois rond. La richesse du pois ridé sec en glucides solubles tient donc moins à une véritable abondance de ces produits qu'à une incapacité partielle de la graine à les condenser en amidon.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DES CROISEMENTS DE *PISUM*

IV. — Croisement de deux variétés de Pois, l'une à graines lisses, l'autre à graines ridées. Contrôle biochimique des règles de Mendel.

Les croisements ont été effectués en 1931 à la Station Berthelot à Bellevue (S.-et-O.) entre les deux variétés précédemment étudiées *Pisum sativum* L. var. Le Délicieux, et *Pisum sativum* L. var. Très hâtif d'Arras.

A. *Examen morphologique.*

1. *Pois ridé Le Délicieux.* — Pois tardif. La plante atteint 2 mètres de haut environ, la tige est grosse et forte, les fleurs sont assez grandes, d'un blanc légèrement verdâtre, le plus souvent réunies par deux. Les cosses larges et plates sont assez effilées aux deux extrémités, de longueur moyenne, 12 centimètres et contiennent 8 à 10 graines grosses, vertes et très ridées après dessiccation. 220 graines pèsent environ 100 grammes. Nous désignerons par D cette variété.

2. *Pois rond « Très hâtif d'Arras ».* — Variété précoce. La plante atteint 1 m. 60 environ de hauteur. La tige est plus grêle que dans le cas précédent, les fleurs plus petites, très blanches et généralement réunies par deux. Les cosses à section assez arrondie ont 7 centimètres de long en moyenne, elles sont légèrement incurvées et carrées du bout; elles contiennent 6 à 8 grains régulièrement ovales et de taille moyenne, le tégument incolore laisse voir par transparence les cotylédons d'un jaune franc. 340 graines pèsent environ 100 grammes. Nous désignerons cette variété par A.

Les plantes, semées à Bellevue fin février ont fleuri, de la mi-mai à la mi-juin 1931. Les castrations et fécondations réciproques ont été faites aussi régulièrement et aussi longtemps que l'a permis la floraison. On a ainsi obtenu plus de 500 grammes de graines hybrides.

Pour effectuer la castration, nous incisons la fleur à l'aide d'une

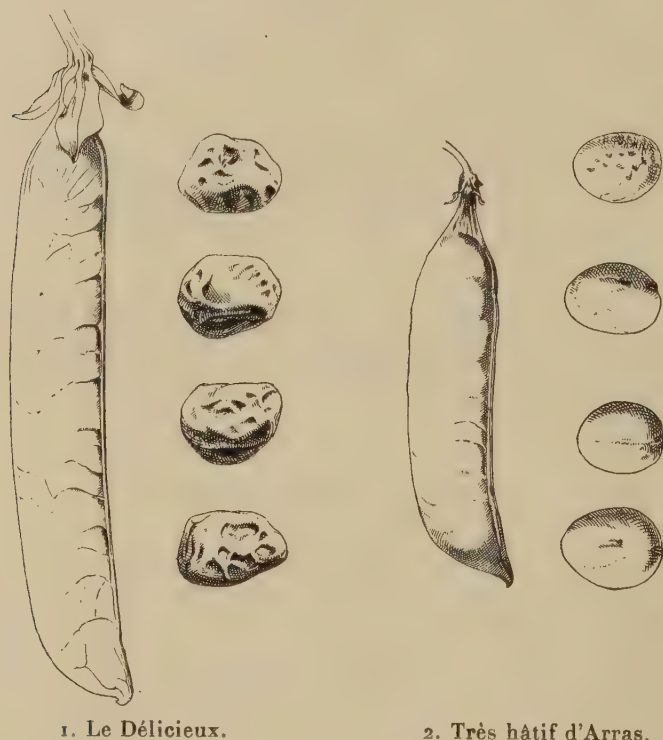


Fig. 1 et 2. — Cosses (échelle $\frac{2}{3}$) et graines (échelle $\frac{4}{3}$) de *Pisum sativum*.

aiguille lancéolée en l'attaquant par le renflement sépaloïde de la base et parallèlement au plan de symétrie ; en tirant, on enlève ainsi une partie des sépales et des pétales de manière qu'une des faces du tube staminal reste à découvert. On écarte ce tube de l'ovaire et l'on enlève les anthères à l'aide de l'aiguille lancéolée. Il faut vérifier que les étamines intactes étaient encore fermées et que le stigmate n'est point souillé de pollen. Cette étape qui précède immédiatement la maturation des anthères est généralement décelée

extérieurement par l'aspect de la fleur. La fleur est alors en gros bouton prêt à s'ouvrir, l'étendard n'est pas encore étalé. Néanmoins, lorsque la journée est chaude, il n'est pas rare de trouver des fleurs qui, à cet état, présentent déjà des anthères ouvertes et un stigmate souillé de pollen.

La fécondation s'opère de la façon suivante : On prélève entre le pouce et l'index l'extrémité de la carène d'une fleur de la variété opposée en appuyant légèrement et tirant de façon à faire venir les étamines qui se trouvent à l'intérieur. On vérifie que quelques étamines sont ouvertes, on coiffe alors de cette carène le stigmate de la fleur castrée. Le stigmate reste ainsi protégé par la carène ce qui augmente les chances de réussite.

Graines hybrides F₁, année 1931. — La proportion des réussites a été de 90 0/0 pour la combinaison $D \times A$ et 70 0/0 pour le réci-



Fig. 3. — Le Délicieux $\times$ Très bâtif d'Arras F₁ (échelle 4/3).
A comparer aux graines des parents figures 1 et 2.

proque. Les hybrides $A \text{♀} \times D \text{♂}$ sont des graines lisses et légèrement ovales semblables à celles de la plante mère $A \times A$.

La combinaison $D \text{♀} \times A \text{♂}$ donne des Pois jaunes marqués de vert sur des plages plus ou moins étendues. Les plages jaunes des cotylédons sont d'une coloration moins intense que celle de la combinaison réciproque $A \times D$. De plus la forme des graines n'est pas régulièrement ovale comme dans le cas précédent. Elle est en rapport avec la forme du Pois « Le Délicieux » dont les parois se seraient distendues par suite du remplissage des cotylédons. Ce remplissage non parfaitement homogène laisse subsister quelques dépressions légères qui contribuent encore à donner à $D \times A$ une forme distincte de celle de $A \times D$. La taille de ces graines $D \times A$, sur laquelle nous reviendrons, est sensiblement supérieure à celle de $A \times D$.

Plantes hybrides F₁, année 1932. — Les plantes $A \times D$ et $D \times A$ sont très vigoureuses, leurs caractères végétatifs les rapprochent à tous les points de vue de ceux de la variété « Le Délicieux ». La

hauteur des plantes est légèrement plus élevée, 2 m. 10 environ que celle de cette dernière variété. Le type le plus haut est donc dominant et de plus, on constate un accroissement de vigueur chez la plante hybride attribuable à la fécondation croisée, comme l'avait déjà remarqué DARWIN pour les Légumineuses.

Nous avons observé la précocité de ces plantes. Par exemple, le 31 mai, on a les aspects suivants, les graines ayant été semées en même temps sur le même carré de terrain :

- A $\times$ A Quatre étages de fleurs, le quatrième étant en boutons avancés.
 D $\times$ D Le premier étage de boutons commence à apparaître.
 A $\times$ D Deux étages de fleurs, le premier en boutons avancés, le deuxième en boutons très petits.
 D $\times$ A Aspect semblable à A $\times$ D.

La précocité des hybrides F_1 est donc intermédiaire entre celle des parents.

Graines F_2 , année 1932. — Ces plantes donnent des graines F_2 pour lesquelles, à première vue, nous ne pouvons faire la distinc-



Fig. 4. — Hybrides de deuxième génération entre deux variétés de *Pisum sativum*. Délicieux $\times$ Très hâtif d'Arras F_2 (échelle 4/3).

tion du produit A $\times$ D et du réciproque D $\times$ A. Nous remarquons qu'au point de vue végétatif les plantes F_1 , D $\times$ A et A $\times$ D étaient semblables et voisines du parent D $\times$ D. Sur ces plantes F_1 homogènes se disjoignent les embryons F_2 dont les cotylédons à maturité détermineront l'aspect des graines.

Nous obtenons, suivant la prévision mendélienne, des graines ridées et des graines rondes. Un grand nombre de graines que nous laissons comme rondes à cause de leur ressemblance évidente avec le type rond présentent néanmoins quelques légères dépressions, rappel de ce que nous avons constaté en F_1 pour les types D $\times$ A. En classant les graines suivant leurs affinités on obtient les chiffres suivants :

Ronds : 2.225

Ridés : 761

2,93 : 1

La proportion est celle que donnent les règles de MENDEL. On pourrait penser que les graines parfaitement rondes présentent le retour au type rond alors que les graines ayant quelques légères dépressions sont des hétérozygotes. Il n'en est rien. Si l'on sème à part les deux catégories de graines on trouve dans les deux cas et en nombre comparable des plantes à graines uniquement rondes et des plantes à disjonction montrant leur nature hybride. Nous n'avons donc aucun moyen de discerner à première vue les graines ayant fait retour au type et les hybrides.

Les graines $A \times A$ (F_2) offrant un aspect identique à $A \times A$ de la variété pure sont d'ailleurs assez rares, et dans la majorité des cas on note un rappel de l'activité de croissance particulier à la variété ridée, dû peut-être à ce que le caractère végétatif des hybrides F_1 offre de grandes analogies avec les caractères végétatifs de la variété ridée « Le Délicieux ».

Nous n'insisterons pas davantage sur ces aspects morphologiques ; le fait de beaucoup le plus important en F_2 est la disjonction portant sur les embryons. Les cosses des hybrides sont de taille intermédiaire entre celles des parents.

Graines F_3 . — En F_3 nous observons la disjonction suivant le mode prévu, à savoir : Les plantes provenant de graines ridées, caractère récessif, donnent uniquement des graines ridées ; les plantes provenant de graines rondes donnent les unes des graines rondes uniquement, les autres un mélange de graines rondes et de graines ridées dans les proportions suivantes :

Ridées : 315

Rondes : 960

1 : 3,04

Les dépressions légères constatées sur les graines rondes F_3 tendent à s'atténuer par rapport à celles que l'on avait observé sur les graines des générations précédentes.

Remarque. — Les caractères vert et jaune présentent, en F_2 et F_3 , une disjonction mendélienne assez nette. Cependant cette disjonction est souvent masquée par l'influence du milieu (temps, conditions de dessiccation), notamment la dessiccation au soleil a une action sur la chlorophylle des graines vertes qui peut se décomposer. Les graines d'une variété dite « verte » peuvent ainsi avoir une coloration jaune très pâle. Cette dernière coloration est d'ailleurs différente de la couleur jaune franc des cotylédons de la variété « Très hâtif d'Arras ».

Après nous être assuré que le matériel employé, suivait dans ses traits essentiels les règles numériques de MENDEL pour le caractère « ridé-rond » nous abordons l'étude de la composition des graines hybrides comparée avec celle des parents.

B. Analyse biochimique des parents et des hybrides.

Les analyses qui suivront indiquent les proportions de glucides par rapport à 100 grammes de graines à l'état de semence, conservées à l'air libre, dont on a déterminé d'autre part la teneur en substance sèche.

TABLEAU IV

Analyse des parents et des hybrides de première génération.

	Le Délicieux (D)	Très hâtif d'Arras (A)	D × A	A × D
Nombre de graines dans 100 gr. . . .	252	320	226	272
Substance sèche.	84,0	83,8	83,7	81,7
Déviatiou polarimétrique initiale (100 gr. dans 100 cm ³ tube de 2 dm.) . .	+ 25°8	+ 12°	+ 11°	+ 8°6
initial	0,15	traces	traces	traces
Sucre } après action de l'invertine	8,3	3,2	4,18	2,8
réducteur } après action de l'émulsine	14,4	7,5	7,9	6,7
Amidon	19,8	34,6	37,2	35,1

En première génération, la teneur en amidon des hybrides est très voisine de celle du parent le plus amy lacé. La dominance du caractère le plus amy lacé est donc complète. On peut en déduire que le caractère de moindre condensation des glucides en amidon du Pois ridé n'est point dû au fait que la plante lui fournit un contingent glucidique insuffisant. En effet, avec le même porte-graine, il a suffi de l'intervention du pollen de la variété ronde pour déterminer dans l'ovule de la variété ridée une condensation plus active en amidon, cette condensation atteignant largement celle du type rond.

Cette déficience en amidon du pois ridé n'est donc pas due à ce que la plante cesse de fournir à la graine un contingent de gluci-

des suffisant transformables en amidon, mais bien à ce que l'embryon lui-même perd prématurément le pouvoir de faire la synthèse de cet amidon. Ceci confirme l'interprétation précédente, le Pois ridé mûr (stade VI) est en état d'arrêt de condensation des glucides à un stade d'équilibre de ces glucides où le Pois rond non mûr (stade IV) continue à produire de l'amidon.

D'autre part, les modifications qu'entraînent les diverses combinaisons des pollens et des ovules des deux variétés, si elles sont à peu près équivalentes lorsqu'il s'agit des proportions, ne le sont plus si l'on considère le poids de l'individu. Les dimensions des parois de l'ovule, la faculté d'accroissement ou de multiplication des cellules doivent jouer un rôle, puisque, dans le cas où l'ovule est fourni par la variété « Le Délicieux », le poids moyen d'une graine est notablement plus élevé (44 cgr.) que lorsqu'il est fourni par la variété ronde A (36 cgr.). Nous reviendrons plus loin sur ces considérations.

Si l'on rapporte la teneur en divers glucides au poids moyen d'une graine et non à 100 grammes de graines les divergences des résultats fournis par les fécondations directes et croisées s'accusent comme le montrent les chiffres suivants, où les poids sont exprimés en centigrammes.

TABLEAU V

Analyses de première génération rapportées à une graine.

Combinaisons	D $\times$ D	A $\times$ A	D $\times$ A	A $\times$ D
Poids moyen d'une graine	39	31	44	36
Substance sèche	33	26	37	30
Sucre { initial	0,06	traces	traces	traces
réducteur { après action de l'invertine	3,3	1,0	1,8	1,0
(SR) { après action de l'émulsine	5,7	2,2	3,5	2,4
SR par action de l'invertine	1,3	0,7	1,1	0,7
SR par action de l'émulsine	1,3	0,7	1,1	0,7
Amidon	7,8	10,8	16	12,9

Ainsi la graine D $\times$ A présente une teneur en amidon sensiblement plus forte que la graine du parent A $\times$ A et de l'hybride réciproque A $\times$ D. En réalité les parois de l'ovule du Pois ridé n'ont pas perdu au cours de l'hybridation, leur faculté exceptionnelle de développement et à cause de cela la graine D $\times$ A, où les

glucides ont tendance à se déposer à l'état d'amidon, a pu emmagasiner une quantité de cet amidon notablement plus forte; cette interprétation se trouve confirmée par le fait qu'il existe aussi plus de glucides solubles dans l'hybride à ovule D que dans l'hybride à ovule A, même pour des activités de condensation identiques. On trouve encore une conséquence de l'influence de l'ovule, lorsqu'on examine le rapport entre le sucre réducteur fourni par l'invertine et le sucre réducteur fourni par l'émulsine. Ce rapport est 1,1 pour l'hybride $D \times A$, alors qu'il est de 1,3 pour $D \times D$; il est de 0,7 pour $A \times D$ (chiffre qui se rapproche de celui de $A \times A$).

Si nous ne tenons compte que de l'état des glucides arrivés au maximum de condensation (amidon), la règle de MENDEL est strictement vérifiée avec dominance du caractère amylacé. Nous avons en effet les proportions o/o d'amidon 34, 37, 35, pour les combinaisons $A \times A$, $D \times A$ et $A \times D$, chiffres concordants qui manifestent la dominance complète du caractère le plus amylacé sur celui plus faible du Pois ridé $D \times D$. Mais, si l'on rapporte les résultats à une graine, unité biologique, on voit que l'ovule intervient par sa capacité de croissance et que, en valeur absolue, la quantité d'amidon de l'hybride $D \times A$ est plus accentué que la quantité d'amidon de l'hybride $A \times D$.

Ce qui est mal défini c'est l'état « ridé » que l'on confond avec l'état « sucré ». Ce dernier qualificatif doit être interprété comme suit : Le Pois dit « sucré » est un Pois qui a terminé son évolution et se dessèche à une phase où les proportions de substance sèche par rapport à l'eau sont comme 3 est à 7; le Pois amylacé n'est mûr qu'après une synthèse intense de l'amidon à une phase où le taux de substance sèche par rapport à l'eau est comme 3 est à 3. Il y a en réalité dominance de l'accumulation intense d'amidon sur la particularité que présente le Pois ridé de n'en fabriquer qu'une petite quantité.

2^e génération, année 1932. — En deuxième génération nous constatons que la disjonction apparente sur les graines sèches du caractère ridé-rond est parallèle à une disjonction chimique relative aux proportions d'amidon et de sucres solubles. Nous en concluons par le simple examen des analyses qu'il y a une liaison entre les deux phénomènes; puisque les deux se disjoignent ensemble et parallèlement.

Néanmoins il subsiste pour l'aspect extérieur de la graine une

indétermination qui provient de formes non parfaitement rondes, mais légèrement déprimées que nous avons déjà signalées. Nous en avons fait l'analyse à part. Les résultats se trouvent dans le tableau suivant :

TABLEAU VI

Analyses relatives à F₂ ramenées à 100 gr. de graines.

				D × D	D × A	A × D
<i>Graines ridées :</i>						
Substance sèche.				85,2	85	84,8
Déviation polarimétrique initiale (100 gr. dans 100 cm ³ l = 2 dm.)				+ 26°5	+ 27°	+ 26°
Sucre réducteur	{	initial		0,2	0,2	0,16
		après action de l'invertine		7,8	7,7	8,2
		après action de l'émulsine		13,4	13,1	12,9
Amidon				20,2	19,5	19,8

				Légèrement déprimées	
				A × D	D × A
<i>Graines rondes :</i>					
Substance sèche.				84,9	85,2
Déviation polarimétrique initiale				+ 13°9	+ 13°5
Sucre réducteur	{	initial	traces	traces	traces
		après action de l'invertine	3,7	3,5	3,6
		après action de l'émulsine	6,9	6,9	6,7
Amidon				33,9	34,2

On voit que pour le dernier groupe, les analyses traduisent aux erreurs d'expérience près les similitudes des graines rondes et des graines légèrement déprimées.

Nous ne trouvons pas de différences sensibles dans la composition des produits de D × A et du croisement réciproque. Nous vérifions ainsi la deuxième proposition de MENDEL relative à l'équivalence des deux combinaisons sexuelles en ce qui concerne les teneurs en amidon.

En résumé, en deuxième génération, nous assistons à la disjonction selon les règles numériques mendéliennes du couple de caractères que possèdent les embryons de donner à la maturité des graines, des proportions plus ou moins fortes d'amidon, suivant un seuil

défini qui est d'une part celui de la graine ronde, d'autre part celui de la graine ridée.

Il existe donc un parallélisme frappant entre la forme de la graine après dessiccation et la proportion d'amidon et de glucides solubles. Nous verrons par l'analyse des formes « bossuées » que ce parallélisme évident pour les variétés étudiées ne peut être généralisé à l'ensemble des formes de Pois en ce qui concerne les variétés présentant le taux d'amidon le plus élevé (v. p. 289).

3^e génération, année 1933. — En troisième génération, nous observons la constance du type ridé, issu des graines ridées F_2 provenant de la disjonction des hybrides F_1 . L'analyse des graines ridées a permis de constater que leur teneur en amidon et glucides solubles est voisine de celle de la variété pure « Le Délicieux ». A ce point de vue le retour au type est donc très net et suit les prévisions mendéliennes. Il en est de même pour les graines ridées F_3 provenant de la disjonction des hybrides F_2 .

TABLEAU VII
Analyse des descendants F_3 .

	$D \times D$	$D \times A$ (F_3 de F_2 ridé)	$D \times A$ (de F_2 hybride)	$A \times D$ (de F_2 hybride)
<i>Graines ridées :</i>				
Substance sèche	85	85,7	86,2	86
Sucre réducteur {	0,15	0,18	0,25	0,2
initial				
après action de l'inver-				
tine	7,2	7,9	7,6	7,5
après action de l'émul-				
sine	13,1	12,9	12,8	11,9
Amidon	19,5	18,8	19,8	19,1
	$A \times A$	$D \times A$ (F_3 de F_2 rond)	$D \times A$ (de F_2 hybride)	$A \times D$ (de F_2 hybride)
<i>Graines rondes :</i>				
Substance sèche	84,8	86	85,8	85,6
Sucre réducteur {	traces	traces	traces	traces
initial				
après action de l'inver-				
tine	3,2	3,9	4,4	4,0
après action de l'émul-				
sine	6,8	7,4	7,8	6,9
Amidon	34,6	34	32,7	33,4

On retrouve la composition du type « Très hâtif d'Arras » chez les graines rondes ou dont la forme se rapproche de cet aspect, soit qu'elles proviennent des plantes uniquement à graines rondes, retour au type $A \times A$, soit qu'elles proviennent des plantes hybrides F_2 pour lesquelles on observe une disjonction qui permet de les séparer du type ridé.

Nous avons donc vérifié pour le taux d'amidon sa transmission mendélienne parfaite aux erreurs d'expérience près pour F_1 , F_2 et F_3 .

Recroisements. — L'utilité des recroisements pour la vérification des règles de MENDEL est indiquée par la plus grande partie des génétistes et en particulier reconnue indispensable par E. TSCHERMAK (1911).

Nous avons donc étudié les combinaisons suivantes des hybrides F_1 avec les parents :

TABLEAUX VIII et IX

Analyse des recroisements (pour 100 gr. de graines).

	(D $\times$ A) A	D $\times$ (A.D)	D $\times$ (D.A)	(A.D) $\times$ D	(D.A) $\times$ D
<i>Graines rondes :</i>					
Substance sèche	85	85,6	85,4	84,9	86
	traces	traces	traces	traces	traces
Sucre réducteur { initial					
{ après action de l'invertine	3,2	3,6	3,9	3,8	4,1
{ après action de l'émulsine	5,7	6,2	6,8	7,1	7,3
Amidon	34,8	33,1	33,1	32,9	34
<i>Graines ridées :</i>					
Substance sèche		85,4	85	86	84,8
Sucre réducteur { initial		0,17	0,2	0,22	0,23
{ après action de l'invertine		7,8	7,5	7,6	8,4
{ après action de l'émulsine		13,1	12,9	12,7	13,6
Amidon		18,8	19,2	19,9	18,5

Ces dernières graines ont été semées, les plantes ont produit des graines qui donnent lieu à une vérification semblable, par exemple :

	Substance sèche	Sucre réducteur			Amidon
		initial	après invertine	après émulsine	
(D.A) $\times$ D en F ₂ rond . .	86,1	traces	8,2	13,4	33,9
(A.D) $\times$ D en F ₂ ridé . .	85,8	0,21	7,3	12,8	19

Dans ces croisements, nous avons compté comme rondes les graines présentant quelques dépressions et qui en réalité sont très nombreuses. Malgré ce détail de forme nous avons, en ce qui concerne la teneur en amidon, la même précision que nous avons constaté pour la vérification de la descendance des hybrides simples.

C. Phénomènes d'imbibition.

On a vu que lorsque le Pois ridé est mûr, il contient une plus forte quantité d'eau que le Pois rond pris dans le même état. Réciproquement, le Pois ridé mis en contact avec l'eau absorbe une plus grande quantité d'eau que le Pois rond. On s'est demandé dans quelle mesure cette faculté d'imbibition est liée d'une part à la forme de la graine sèche, d'autre part à la condensation plus ou moins active de l'amidon et à la teneur en glucides solubles de la graine sèche.

On peut avoir une idée approchée du pouvoir d'imbibition de la façon suivante, qui nous a paru la plus commode :

On décortique la graine dont on connaît la teneur en eau par détermination de poids sec sur une graine de même récolte ayant perdu la plus grande partie de son eau dans les mêmes conditions. (On peut aussi déterminer la substance sèche sur l'un des cotylédons et le pouvoir d'imbibition sur l'autre, les résultats sont peu différents). Les cotylédons sont plongés entièrement dans l'eau distillée bouillie. Après un certain nombre d'heures, ils sont sortis de l'eau, essuyés avec du coton hydrophile et pesés. On plonge à nouveau les cotylédons dans l'eau, on recommence l'opération jusqu'à ce qu'il n'y ait plus d'augmentation notable de poids. A la température de 18° les chiffres suivants ont été obtenus :

TABLEAU X

Imbibition de quelques graines appartenant aux variétés pures et à leurs hybrides.

	Ridé		Rond		Avec légères dépres- sions $D \times A$ (F_2)
	Le Délicieux	$D \times A$ (F_2)	Très hâtif d'Arras	$D \times A$ (F_2)	
Poids initial en cgr. . . .	41	27,9	27,0	30,7	27,8
Au bout de 16 heures. . .	93,2	65,2	53,5	58,2	27,8
» 24 » . . .	96,5	65,2	53,8	58,5	53,5
» 30 » . . .		64,7	52,7	58,4	53,8
» 38 » . . .					52,7
Poids de la graine imbibée					
Poids de graine initial	2,49	2,41	1,95	1,9	1,93

Ces résultats sont relatifs aux graines de la récolte 1932 qui contenaient 14 o/o d'eau. Ils n'ont qu'une valeur relative. On peut d'ailleurs interpréter ces chiffres, parce qu'on s'est placé dans les mêmes conditions. En 1931, pour des graines contenant 15 à 16 o/o d'eau, on a obtenu les chiffres suivants :

	Le Délicieux	Très hâtif d'Arras	$D \times A$ (F_1)	$A \times D$ (F_1)
Poids de la graine imbibée				
Poids de la graine initial	2,4	1,8	1,9	1,8

Il serait utile pour plus de précision de déterminer, dans la proportion d'eau absorbée par la graine, la part du phénomène purement physique du gonflement et celle des transformations chimiques, par exemple l'hydrolyse qui peut conduire à la solubilisation de certains principes. Au bout de 48 heures d'imbibition nous n'avons pu déceler par nos méthodes des différences bien nettes dans la teneur en amidon et glucides solubles.

Néanmoins, il serait utile de stabiliser la composition de la graine avant de la mettre en contact avec l'eau. Mais nous ne connaissons pas de moyen pour effectuer une telle opération sans entraîner des modifications d'ordre colloïdal.

D'autre part, le pouvoir d'imbibition peut varier avec l'âge de la graine et c'est pourquoi nous avons comparé des graines de même récolte.

Quoiqu'il en soit, on constate que le comportement des graines ridées est sensiblement différent de celui des graines rondes qu'elles proviennent de variétés pures ou d'hybrides. On obtient en effet pour les graines ridées des valeurs qui oscillent autour de 2,5 alors que pour les graines rondes ces valeurs oscillent autour de 1,9. Nous avons donc une propriété, qui ne se présente pas avec autant de précision que la composition en glucides, mais dont les variations sont parallèles aux variations de cette composition pour les variétés étudiées. Ceci ne signifie nullement que chez le *Pisum*, tout changement dans la valeur de l'imbibition sera dû à des modifications de teneur en glucides. Pour illustrer cette façon de voir nous examinerons plus loin le cas du Pois bossué.

Mais le parallélisme constaté pour les croisements Ridé $\times$ rond nous autorise à rechercher, au moins une partie des causes des différences de l'imbibition entre pois rond et pois ridé, dans l'état des constituants glucidiques de la graine.

Si l'on compare les propriétés de ces glucides solubles avec les valeurs de l'imbibition on voit que :

Pois ridé	Pois rond
Imbibition + élevée	Imbibition — élevée
Glucides solubles + abondants	Glucides solubles — abondants.
Amidon en granules petits	Amidon en granules gros.

Et l'on est amené à constater que ces glucides se trouvent sous une forme plus soluble, ou tout au moins ayant un degré plus grand d'affinité pour l'eau chez la graine ridée que chez la graine ronde. Les substances solubles interviennent par leur pression osmotique. La surface spécifique des petits grains d'amidon du pois ridé est plus élevée que celle des gros grains d'amidon du pois rond. Si l'imbibition du grain d'amidon comprend des phénomènes de surface comme il est logique de le supposer, on voit que la surface présentée à l'eau par le petit grain du Pois ridé est plus considérable que celle présentée par le gros grain d'amidon du Pois rond.

D'autre part il reste à élucider si le degré de condensation de l'amidon du Pois ridé est le même que celui du Pois rond. Beaucoup de chimistes supposent que tous les amidons présentent le même degré de condensation. Mais ce degré n'a jamais été déterminé d'une façon exempte de toute critique et l'on peut se demander si tous les amidons sont identiques au point de vue de la con-

densation moléculaire et s'il y a une liaison entre cette condensation et le degré d'affinité pour l'eau. D'autre part si l'on considère l'amidon comme une substance colloïdale son degré d'affinité pour l'eau peut être fonction du milieu cellulaire dans lequel il est plongé.

Cette question restant à résoudre nous avons constaté : 1° que la teneur en substances solubles du Pois ridé est plus élevée que celle du Pois rond ; 2° que la poudre insoluble dans l'alcool et dans l'eau du Pois ridé, retient plus d'eau que la poudre insoluble du Pois rond obtenue dans les mêmes conditions.

D. Appendice sur les pois bossués (*indent-buckelig*).

Les génétistes se sont appliqués à faire la distinction entre « caractère ridé » et « caractère bossué ».

Nous avons analysé des graines « bossuées » provenant d'une lignée cultivée par M. L. BLARINGHEM depuis 1922 à Bellevue et issue de croisements de *Pisum arvense* L. Ces graines présentent une pellicule brunâtre tachetée de violet ; les cotylédons jaunes présentent des dénivellations très accusées qui leur donnent un aspect plus voisin de l'aspect ridé que de l'aspect « rond » mais néanmoins distinct par l'apparence moins anguleuse des dépressions.

Pois bossués (pour 100 gr. de graines) :

Substance sèche	86	
Déviati on polarimétrique initiale.	14°	
Sucre réducteur {	initial	traces
	après action de l'invertine	2,8
	après action de l'émulsine	5
Amidon	32,4	

Nous voyons que ces analyses donnent des chiffres voisins de ceux que l'on trouve pour le Pois rond. Les particularités biochimiques mises en évidence pour le Pois rond n'existent donc pas uniquement pour cette forme, les Pois bossués ont des propriétés semblables qui les éloignent d'ailleurs définitivement des variétés à graines ridées.

Cette particularité étant mise en évidence on entrevoit la possibilité d'expliquer les aspects qu'ont souligné les génétistes, BATESON et KILBY par exemple, pour les croisements entre formes ridées et formes bossuées. Ces derniers auteurs disent notamment « *Indent*

Peas, fertilised by wrinkled types, do not change their shape, but wrinkled, fertilised by indent, give a round F_1 ».

Nous avons vu, et nous insisterons sur ce fait, l'influence de l'ovule pour la forme de la graine sur l'hybride de première génération.

Le pollen du pois ridé sur l'ovule du pois amylacé ne produit chez celui-ci aucun changement de forme.

Le pollen du pois bossué, qui est amylacé, produit sur l'ovule du pois ridé une action semblable, au point de vue de la condensation des glucides, à celui du pollen d'un pois rond également amylacé. La forme de l'hybride F_1 est déterminée d'une part par les qualités végétatives de l'ovule de la plante mère, d'autre part par la propriété catalytique de l'embryon qui entraîne la condensation intense des glucides en amidon. Dans les deux cas on obtient le même résultat, dans l'ovule de la variété ridée, que le pollen appartienne au pois amylacé « rond » ou au pois amylacé « bossué ». L'explication ainsi présentée est d'ailleurs la même que donnent BATESON et KILBY pour les croisements entre « rond » et « bossué » en ce qui concerne l'influence de la forme de la graine de la plante mère sur les hybrides de 1^{re} génération. Nous verrons que cette explication peut être généralisée à un assez grand nombre de croisements de Pois. D'autre part, nous pensons que, chaque fois où l'on a cru voir la dominance du type « ridé » on a confondu ce dernier aspect avec le type bossué qui, nous le voyons, est très nettement différent quant à sa composition.

Nous avons étudié également le pouvoir d'imbibition de ces graines bossuées. Les résultats sont les suivants :

TABLEAU XI
Imbibition du Pois « bossué ».

	1	2	3	4
Poids initial	21,9	37,1	30,4	30,1
Après 16 heures	46,7	71,5	61,3	65,1
» 24 »	46,7	72,2	61,6	65,8
» 30 »	45,3	71,6	61,9	66,2
» 38 »			61,7	66,0
Poids de graine imbibé				
Poids de graine initial	2,13	1,89	2,0	2,2

Ces Pois qui proviennent d'ailleurs d'hybrides présentent des valeurs d'imbibition variables et généralement plus élevées que les Pois ronds, bien que toujours inférieures très nettement à celles des Pois ridés.

Nous avons donc pour le Pois bossué des similitudes et des différences que nous résumons ainsi :

Similitudes : Teneur en amidon et glucides solubles.

Différences : Forme et pouvoir d'imbibition.

Ces derniers aspects nous obligent à considérer l'imbibition et la forme comme des propriétés complexes dont l'interprétation n'est pas forcément liée à des considérations de taux d'amidon et de glucides solubles.

Les teneurs en amidon des pois étudiés offrent donc une plus grande sécurité pour l'analyse génétique que l'examen de ces propriétés plus complexes dont l'interprétation pour nette qu'elle soit dans certains cas (expériences de MENDEL) ne peut être généralisée même pour l'ensemble du genre *Pisum*.

E. Germination des graines.

Des lots de 10 à 20 grammes de graines contenant 14 o/o d'eau sont mis à germer à l'obscurité à la température du laboratoire (18-20°). Pour effectuer les essais biochimiques on plonge le lot de graines germées dans l'alcool à 95° bouillant pendant 20 minutes. On continue ensuite les opérations d'analyse suivant la méthode habituelle. Les résultats suivants ont été obtenus (Ils sont rapportés à 100 grammes de graines initiales) :

TABLEAUX XII, XIII et XIV.

Pois rond « Très hâtif d'Arras ».

Temps de germination en jours.	0	4	7	10	14
Amidon	34	33	27,7	26	20
initial	traces	0,08	0,14	0,86	1,37
Sucre					
réducteur					
après action de l'inver-	3,8	3,6	2,7	3,6	4,7
tine					
après action de l'émul-	5,9	4,6	3,9	4,3	5,1
sine					

Pour un hybride F_1 qui est un pois rond (Délicieux $\times$ Très hâtif d'Arras) on a trouvé :

Temps de germination en jours.	0	5	10
Amidon	33	30	27
Sucre } initial	traces	0,1	0,3
réducteur } après action de l'invertine	4,1	3,7	3,9
	6,8	4,8	4,4

La variété ridée « Le Délicieux » a donné les résultats suivants :

Temps de germination en jours.	0	4	7	9	11
Amidon	20,8	20	17,9	15,3	8,5
Sucre } initial	0,2	0,3	0,4	0,46	1,36
réducteur } après action de l'invertine	7,6	7	8,4	8,6	9,9
	12	9,9	9,8	9	10,2

Les résultats rapportés au poids de graine initial, nous constatons, en ce qui concerne les glucides solubles, des différences de caractère entre Pois ronds et Pois ridés comme nous l'avons mis en évidence pour la graine à l'état de repos. Ces différences s'atténuent beaucoup d'ailleurs si l'on ramène ces quantités à 100 grammes de substance fraîche.

Les glucides hydrolysables par l'émulsine disparaissent assez rapidement au cours de la germination.

Par contre le saccharose existe en quantité notable à tous les stades étudiés. L'amidon diminue. Nous n'avons pu mettre en évidence l'existence de maltose ou de dextrines. Pourtant, lorsqu'on met en contact une poudre de Pois avec un empois d'amidon, il se produit une hydrolyse de cet empois qui conduit à des produits colorables en violet, rouge, par l'iode et ayant les propriétés des dextrines, et une grande quantité de sucres réducteurs. Il est vrai que dans ces conditions l'hydrolyse porte sur l'ensemble de la masse de l'amidon solubilisé, alors que dans la plante de petites masses de cet amidon sont mises progressivement en œuvre et sont utilisées au fur et à mesure ce qui empêche, à cause des quantités, de mettre en évidence des produits intermédiaires.

Les résultats suivants ont été obtenus pour l'hydrolyse d'un empois d'amidon par des poudres de Pois à l'état de repos avant la germination.

1. Essai témoin 5 grammes Poudre de Pois + 100 centimètres cubes d'eau.
2. — 5 grammes Poudre de Pois + 100 centimètres cubes d'empois d'amidon à 2 o/o.

	Sucre réducteur au bout de 24 h. de macération	
	Témoin	Empois
Pois « Le Délicieux » ridé	0,06	0,36
Pois « Très hâtif d'Arras » rond . . .	0,04	0,2
Hybride D $\times$ A (F_2) { ridé	0 gr. 1	0 gr. 5
{ rond	0 gr. 07	0 gr. 3
<i>Pisum arvense</i>	0,1	0,42
Délicieux $\times$ <i>arvense</i> F_2 { ridé . . .	0,08	0,38
{ rond . . .	0,1	0,36

La poudre de graine de Pois possède donc une activité amylyotique qui se traduit par une formation notable de sucre réducteur.

Pour les quatre premiers résultats on peut remarquer une différence d'activité amylyotique entre variété ridée et ronde qui conserve le même sens pour les hybrides ridé et rond en F_2 .

En résumé, les analyses de la graine à l'état de repos aussi bien que l'évolution physiologique de cette graine soit pendant sa formation, soit pendant sa germination nous permettent de faire une distinction nette entre une variété de Pois à graines lisses et une variété à graines ridées.

Le croisement entre ces deux variétés donne en F_1 des graines lisses ou presque dont les propriétés dominantes apparaissent liées entre elles. Ces propriétés sont :

- La proportion d'amidon,
- la proportion de glucides solubles,
- l'imbibition,
- la forme.

Comme l'a constaté MENDEL pour la forme ces diverses propriétés se trouvent être, en première génération, voisines de celles du Pois rond.

Ces diverses propriétés sont groupées en F_2 pour une disjonction soit suivant le type ridé, soit suivant le type rond. Cette disjonction se poursuit en F_3 pour les hétérozygotes et de la même façon.

Néanmoins, comme il s'agit d'opposer les caractères au point de vue de leur clarté, nous préférons donner la priorité au taux d'amidon de la graine à l'état de repos qui traduit des propriétés biochimiques de l'embryon susceptibles d'être interprétées avec moins d'insécurité comme l'a montré la discussion du cas du Pois « bossué ».

V. — Contrôle des résultats sur d'autres croisements entre variétés de Pois.

Nous nous sommes demandé, si les phénomènes mis en lumière pour deux variétés étaient semblables pour toutes les variétés de Pois à graines rondes et à graines ridées. Pour cela les croisements suivants ont été opérés :

<i>Ridé de Knight</i> × <i>nain vert</i>	et le réciproque
<i>Merveille d'Amérique</i> × <i>Très hâtif d'Arras</i>	—

A. *Examen morphologique* (V. DenaiFFE).



Fig. 5. — *Pisum sativum*
L. Var. *Merveille d'Amérique*.

Merveille d'Amérique. — Variété hâtive naine de 25 centimètres de haut environ avec une tige raide, forte, des entre-nœuds très rapprochés. Les fleurs petites, blanches, apparaissent au 7^e nœud assez précocement. La tige porte 4 à 5 étages de cosses droites, carrées du bout, assez larges et longues de 6 centimètres environ contenant 6 à 8 grains très ridés, d'une couleur vert pâle.

Ridé de Knight. — Variété tardive à rames de 2 mètres environ de hauteur, à tige grosse et forte, à feuillage ample. Les fleurs, parfois solitaires, mais le



Fig. 6. — *Pisum sativum*.
Var. *Ridé de Knight* (échelle 4/3).

plus souvent réunies par deux, grandes et blanches, apparaissent du 15^e au 16^e nœud au-dessus de plusieurs ramifications dont la plus haute est seule bien développée. Les cosSES très larges, légèrement incurvées et carrées du bout, contiennent 6 à 8 grains gros, devenant à maturité plats et très ridés et d'une couleur blanc verdâtre.

Nain vert. — La hauteur de cette variété tardive est de 60 à 70 centimètres, le feuillage est d'un vert bleuté assez différent de



Fig 7. — *Pisum sativum*. Var. Nain vert.

celui des autres variétés décrites ici. Les fleurs restent verdâtres même après épanouissement et apparaissent au 11^e ou 12^e nœud. La plante forme ordinairement au-dessous de cette première maille un ou deux rameaux restant toujours assez courts. Les cosSES longues de 7 à 8 centimètres, presque droites, assez obtuses, mais non carrées du bout, renferment en moyenne 7 grains ronds et-verts.

1) *Hybrides Ridé de Knight (K) $\times$ nain vert (N).*

1^{re} génération. — En première génération la combinaison $K \text{♀} \times N \text{♂}$ donnent des graines plutôt lisses, mais présentant quelques dépressions légères et rappelant sauf l'aspect lisse, la taille de la graine de la plante mère « Ridé de Knight ». On a la même impression que pour le croisement précédent, de graines ayant conservé les possibilités de croissance de la graine de la plante



Fig. 8. — Hybrides F_1 entre deux variétés de *Pisum sativum*
L. ♀ Ridé de Knight $\times$ Nain vert.

mère et qui se seraient remplies de réserves d'une façon à peu près complète. La combinaison inverse $N \text{♀} \times K \text{♂}$ diffère très sensiblement de la précédente. En effet, la graine hybride est assez petite et ronde, analogue à la graine de la variété mère « Nain Vert ».

Ces graines donnent des plantes de 2 mètres à 2 m. 10 de hauteur qui rappellent donc, par leurs caractères végétatifs, le pois à rame « Ridé de Knight ».

2^e génération. — En deuxième génération on observe la disjonction attendue pour la forme des graines. Les chiffres trouvés sont les suivants :

Ridés : 128 Ronds : 399 1 : 3,1

Un certain nombre de graines comptées comme rondes présentent de légères dépressions.

2) *Hybrides Merveille d'Amérique (M) $\times$ Très hâtif d'Arras (A).*

En première génération le croisement $M \text{♀} \times A \text{♂}$ donne des graines rondes dont la forme, sauf quelques légères dépressions, est très voisine de celle de l'inverse $A \text{♀} \times M \text{♂}$. Or la taille des graines des deux variétés croisées diffère très peu. Les mêmes possibilités existent pour la croissance des graines et l'on obtient entre l'hybride F_1 et le réciproque une similitude plus accusée que dans les cas précédents.

B. *Analyse des graines.*

Les résultats suivants ont été obtenus :

TABLEAU XV

1° *Nain vert* (N) et *Ridé de Knight* (K).

Graines rondes	N	N $\times$ K (F ₁)	K $\times$ N (F ₁)	K $\times$ N (F ₂)
Teneur en eau.	13,6	13,5	13,9	14
Sucre réducteur { initial	traces	traces	traces	traces
{ après action de l'invertine	4	4,8	4,3	3,0
{ après action de l'émulsine	7,7	6,2	7,9	5,7
Amidon	33,5	32,9	34,3	34,1
Graines ridées	K	K $\times$ N (F ₂)	N $\times$ K (F ₂)	
Teneur en eau	14,6	14,1	13,8	
Sucre réducteur { initial	0,11	0,2	0,18	
{ après action de l'invertine	6,12	7,4	7,2	
{ après action de l'émulsine	11,8	12	12,5	
Amidon	20,2	18,7	19	

TABLEAU XVI

2° *Très hâtif d'Arras* (A) et *Merveille d'Amérique* (M).

	M (ridé)	Ronds		
		A	A $\times$ M (F ₁)	M $\times$ A (F ₁)
Teneur en eau.	13,2	13,9	13,2	13,4
Sucre réducteur { initial	0,12	traces	traces	traces
{ après action de l'invertine	7,5	3,0	3,4	3,9
{ après action de l'émulsine	13,9	6,7	6,9	7,2
Amidon	18,6	33,8	31,8	33,3

Nous observons donc, pour les variétés pures, la même corrélation constatée pour les premières variétés étudiées entre l'aspect ridé, et la teneur en amidon et sucres solubles.

Cette corrélation existe également pour les hybrides qu'ils soient de première ou de deuxième génération.

Pour les deux sortes de graines, le rapport entre la teneur en amidon de la graine ronde à celle de la graine ridée oscille entre 1,6 et 1,8. On peut donc dire que, pour les variétés de *Pisum sativum* en général, l'aspect ridé ou rond de la graine correspond à un seuil bien déterminé de la synthèse de l'amidon. Ce seuil est le même qu'il s'agisse de variétés pures ou d'hybrides.

Nous sommes donc amenés à penser que les causes d'un tel caractère, de sa transmission et de sa disjonction, sont partout les mêmes et qu'elles résident essentiellement dans les propriétés catalytiques de l'embryon.

C. Imbibition.

La méthode précédente a été employée pour mesurer le pouvoir d'imbibition de la graine à 18°.

Les résultats sont les suivants :

TABLEAU XVII

Imbibition des graines des parents et des hybrides.

	Poids initial en cgr.	après 16 heures	après 24 heures	après 30 heures	après 38 heures
1. Ridé de Knight (ridé)	31	75	75,7	77,4	77,4
2. K × N (F ₂) ridé . . .	24,6	59,5	60,2	60,8	61,8
3. K × N (F ₂) rond . . .	20	39,3	39,5	36,8	
4. K × N (F ₂) légères dé- pressions	30,6	61,6	61,8	60	
5. Nain vert (rond) . . .	20	39,3	39,5	38,6	

Si l'on fait le rapport $\frac{\text{Poids de la graine imbibée}}{\text{Poids de la graine initial}}$ on obtient pour les chiffres suivants :

	Pois lisses		Pois ridés
N ^o 3.	1,97	N ^o 1.	2,56
N ^o 4.	2	N ^o 2.	2,5
N ^o 5.	1,94		

On voit que l'imbibition des graines rondes et des graines ridées présente des différences de même ordre que celles constatées dans le croisement des variétés Le Délicieux $\times$ Très hâtif d'Arras.

Le rapport entre l'imbibition du pois ridé et celle du pois lisse oscille aux environs de 1,3.

Les différences d'imbibition entre graines rondes et graines ridées sont donc bien liées à l'aspect et à la composition de la graine.

d) *Germination*. — La germination a été effectuée dans les mêmes conditions que précédemment pour obtenir des résultats comparables.

Les résultats sont rapportés à 100 grammes de graines mises en germination. Ces graines contiennent au début 14 o/o d'eau.

TABLEAU XVIII

*Germination des graines ridées maternelles
et de l'hybride lisse dérivé.*

	initial	4 jours	7 jours	16 jours
<i>Ridé de Knight :</i>				
Amidon	20,2	19,0	18	6
Sucre } initial	0,11	0,5	0,6	1,5
réducteur } après invertine	6,12	8,9	7,4	8,5
} après émulsine	11,8	9,7	8,6	8,6
<i>Ridé de Knight $\times$ nain vert (F₁) :</i>				
Amidon	34,3	32	28	20
Sucre } initial	traces	0,1	0,4	1,2
réducteur } après invertine	4,3	3,5	3,0	5,0
} après émulsine	7,9	4,8	3,9	5,0

Les résultats étant rapportés au même poids de graines à l'état de semence, nous avons en ce qui concerne la quantité de glucides solubles, les différences de caractères entre pois ridés et pois ronds que nous avons constaté pour la graine à l'état de repos. Quant aux transformations des glucides elles s'opèrent de façon analogue dans les variétés ridées et dans les variétés lisses.

Donc, l'aspect ridé et rond traduisent bien un métabolisme particulier de la graine qui est indépendant des aspects nain ou géant de la plante, hâtif ou tardif, forme des cosses, nombre de graines, etc... enfin de tous les aspects qui peuvent distinguer deux variétés à graines rondes entre elles, ou deux variétés à graines ridées entre elles.

De plus nous constatons, que l'étape dans la synthèse de l'amidon, présentée par l'embryon à maturité, est la même pour toutes les graines ridées.

VI. — Croisements entre *Pisum sativum* L. et *Pisum arvense* L.

Nous avons examiné si les caractères biochimiques étudiés se comportent dans les croisements de la même manière lorsque les parents ont des affinités plus lointaines.

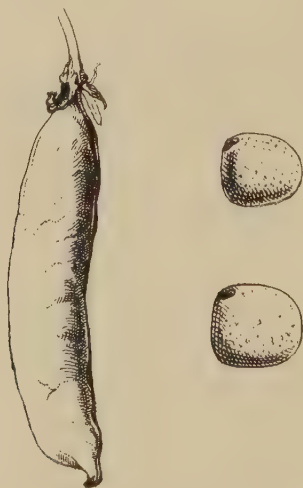


Fig. 9. — *Pisum arvense*. Cosses (échelle 4/5). Graines (échelle 8/3).

La spécificité du *Pisum arvense* admise par LINNÉ a été discutée par certains botanistes. Sans entrer dans ces discussions on peut admettre le point suivant :

Le *Pisum arvense* présente vis-à-vis du *Pisum sativum* des différences plus grandes que ne présentent des variétés du *Pisum sativum* entre elles.

Le *Pisum arvense* dont on s'est servi pour les expériences a une taille de 1 mètre environ, il est tardif. Les fleurs, petites, présentent des ailes et un éperon d'une couleur rouge foncé, l'étendard est rouge clair. Ce rouge vire au violet quand la fleur fane. Les cosses (fig. 9 et 9 bis) étroites de section arrondie, droites et carrées du bout ont 4 centimètres de long environ. Les graines petites, lisses, sont légèrement aplaties par compression dans la gousse. Le tégument en est brun marbré, piqué de violet, le hile est violet noir, les cotylédons jaune franc. 700 graines pèsent 100 grammes environ.

On a croisé le *Pisum arvense* d'une part avec le *Pisum sativum* var. Très hâtif d'Arras à graines rondes d'autre part avec la variété « Le Délicieux » à graines ridées.

Nous donnons le pourcentage des réussites des croisements comparativement avec les résultats obtenus dans les croisements entre variétés précédentes : Ces croisements ont été effectués dans des intervalles de temps assez larges mais compris dans la même période (du 15 mai au 15 juin pour 1932).

	R = rond r = ridé	Réciproques
1. <i>Pisum arvense</i> ♀ × <i>Pisum sativum</i> var. Très hâtif d'Arras	R × R = 25 0/0	50 0/0
2. <i>P. arvense</i> × <i>P. sativum</i> var. Le Délicieux. <i>Pisum sativum</i> :	R × r = 30 —	r × R = 70 —
3. Très hâtif d'Arras × Le Délicieux.	R × r = 80 —	r × R = 90 —
4. Nain vert × Ridé de Knight. . . .	R × r = 65 —	— = 80 —
5. Très hâtif d'Arras × Merveille d'Amérique	R × r = 60 —	— = 70 —

Si nous calculons le pourcentage global des réussites pour *Pisum arvense* × *Pisum sativum* d'une part et *Pisum sativum* × *Pisum sativum* d'autre part nous trouvons les chiffres suivants :

$$P. sativum \times P. arvense = 45 \text{ 0/0}$$

$$P. sativum \times P. sativum = 75 \text{ 0/0}$$

On voit que le premier croisement comporte un moins grand nombre de réussites que le second dans la proportion de 1 à 1,6.

On peut remarquer que la proportion des réussites est en général plus forte pour les croisements Ridé × Rond que pour le réciproque. Pour le croisement n° 1 entre deux pois lisses, c'est sur la plante ayant les plus grosses graines que l'on compte le plus de réussites. On peut soupçonner des corrélations les chiffres n'étant pas dus au hasard, mais il reste à les préciser.

A. — *Examen morphologique des hybrides de Pisum arvense et P. sativum.*

1) *Pisum arvense* (V) $\times$ *Très hâtif d'Arras* (A).

En première génération, on obtient des graines lisses dont la forme et la couleur du tégument sont semblables à *Pisum arvense*



Fig. 10. — Croisements *P. arvense* $\times$ *P. sativum*.

pour le croisement *P. arvense* ♀ $\times$ *Très hâtif d'Arras* ♂, et semblables à *Pisum sativum* (A) pour le croisement réciproque.

Ces graines donnent des plantes dont la précocité intermédiaire entre celle des parents diffère légèrement pour les deux combinaisons. Ces plantes ont des caractères végétatifs les rapprochant du Pois « Très hâtif d'Arras » par la grosseur des tiges et leur hauteur. Les gousses ont des caractères intermédiaires entre ceux des parents.

En *deuxième génération*, les graines présentent un tégument qui appartient encore à F_1 et se trouve être pour toutes les graines, brun piqué de violet, caractère du *Pisum arvense*. Le caractère coloré du tégument domine le caractère incolore du *Pisum sativum*. Les cotylédons présentent un aspect lisse. Nous parlerons plus loin de la taille et du poids de la graine.

2) *Pisum arvense* (V) $\times$ *Le Délicieux* (D). — Le deuxième croisement a été effectué avec un *Pisum sativum* à graines ridées.

En *première génération*, le croisement $V\varnothing \times D\sigma$ donne des graines lisses à tégument colorés, petites, semblables à celles du *Pisum arvense*. Le croisement réciproque $D\varnothing \times V\sigma$ donne des graines grosses à tégument incolore, à cotylédons jaune pâle, présentant de légères dépressions. Cette forme rappelle beaucoup celle obtenue dans les croisements de variétés où l'on a employé la



Le Délicieux $\times$ *P. arvense* (échelle 4/3).

Fig. 11. — Hybrides de première génération entre *Pisum sativum* et *Pisum arvense*.

variété « Le Délicieux » comme parent maternel. Nous reviendrons sur ces similitudes de formes.

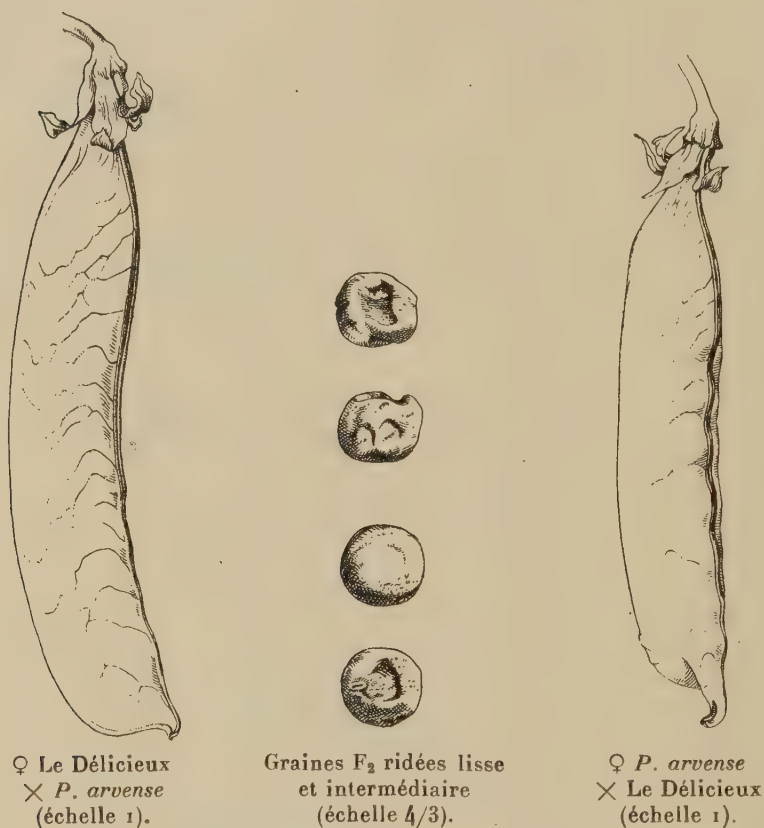
Les plantes F_1 sont vigoureuses et rappellent assez les caractères végétatifs du Pois « Le Délicieux », néanmoins leur taille n'atteint pas celle de ce dernier. Dans les croisements de variétés la plus haute taille dépasse même celle de la variété la plus grande. Les fleurs sont colorées en rouge. Toutes les graines F_2 présentent un tégument brun piqué de violet comme dans le cas précédent. La disjonction porte uniquement sur l'embryon qui représente seul F_2 . On obtient des graines nettement ridées et des graines se rapprochant du type lisse avec des dépressions plus ou moins marquées. Certaines graines assez rares d'ailleurs ont un aspect nettement intermédiaire entre l'aspect lisse et l'aspect ridé.

Si l'on compte comme lisses les graines ayant quelques dépressions et comme ridées les graines qui ont ce caractère sans aucun doute, on trouve les chiffres et les proportions suivantes :

I. Ridées : 312

II. lisses + intermédiaires : 1.084, soit 1 : 3,4

Cette proportion n'est pas très différente de celle obtenue dans les croisements entre variétés bien qu'on n'ait pas constaté dans ces croisements un écart aussi accentué avec les proportions théori-



On remarque une différence dans la forme des cosses entre le produit des croisements direct et réciproque.

Fig. 12. — Hybrides entre *Pisum sativum* et *Pisum arvense*.
Cosses F_1 et graines F_2 .

ques. De plus, pour les croisements entre variétés nous n'avions compté dans la classe II que des graines à déformations légères et qui se rapprochaient très sensiblement de la forme lisse par leurs caractères physiques et chimiques.

B. Examen biochimique.

La composition en glucides du *Pisum arvense* se rapproche beaucoup de la composition des variétés de *Pisum sativum* à graines rondes. Pendant la germination il présente également des caractères semblables comme on peut le voir par les chiffres suivants :

TABLEAU XIX

Germination du *Pisum arvense*.

Temps de germination en jours.	initial	4	7	14	19
Amidon	33,8	33	28,1	24,3	19,2
Sucre réducteur	initial	traces	0,1	0,3	1,1
	après action de l'invertine	3,2	3,2	2,8	3,2
	après action de l'émulsine	5,4	4,4	3,4	4,1
					5,0

Cette étude donne lieu aux mêmes remarques que nous avons faites à propos des variétés à graines rondes.

1) Croisement entre deux formes lisses : *P. arvense* $\times$ Très hâtif d'Arras. — Les graines mûres et dans des états de dessiccation correspondant à la semence ont donné les résultats suivants, pour 100 grammes de graines :

TABLEAU XX

Analyse des croisements entre *P. arvense* et *P. sativum* à graines lisses.

	Substance sèche	Sucre réducteur			Amidon
		initial	après invertine	après émulsine	
Très hâtif d'Arras (A).	86	traces	3,2	6,7	34
<i>P. arvense</i> (V)	87	—	3,2	5,4	33,8
F ₁ V $\times$ A	86,5	—	3,4	6	35,3
F ₁ A $\times$ V	86,1	—	3,0	5,8	37
F ₂ V $\times$ A	85,8	—	3,8	6,0	34,2
F ₂ A $\times$ V	85,9	—	4,2	6,9	33,8

Les formes lisses croisées dont la composition en glucides diffère peu ont donné des hybrides dont la composition en glucides est voisine de celle des parents.

2) *Croisements entre une forme lisse et une forme ridée* : *P. arvense* $\times$ Le Délicieux. — On a analysé à part les formes franchement lisses et les graines incontestablement ridées. Les résultats ramenés à 100 grammes de graines à l'état de semence sont consignés dans le tableau suivant :

TABLEAU XXI

Croisements entre Pisum arvense lisse et P. sativum ridé.

		<i>P. arvense</i>	F_1		F_2	
			$V \times D$	$D \times V$	$V \times D$	$D \times V$
<i>Formes lisses :</i>						
Substance sèche		87	87	86,5	86	86,2
Sucre réducteur {	initial	traces	traces	traces	traces	traces
	après action de l'invertine	3,0	3,0	3,8	4,1	4,4
	après action de l'émulsine	5,9	5,8	6,4	6,8	7,2
Amidon		34	36,3	34,6	34,2	33,1

		Le Délicieux	F_2	
			$V \times D$	$D \times V$
<i>Formes ridées :</i>				
Substance sèche		85	86	85,8
Sucre réducteur {	initial	0,2	0,18	0,24
	après action de l'invertine	7,8	7,9	8,2
	après action de l'émulsine	13,8	12,8	13,4
Amidon		20,6	20,1	19,9

Pour les cas douteux un examen individuel s'imposait. Mais, il est difficile de faire des dosages de sucres solubles sur une seule graine. On s'est borné à effectuer des dosages d'amidon qui présentent dans ce cas une plus grande sécurité.

Une graine débarrassée de sa pellicule est broyée au mortier. La poudre est pesée et enveloppée dans du papier filtre de façon à

éviter des pertes de substance insoluble pendant le traitement. Le petit paquet ainsi constitué est épuisé à l'alcool bouillant de façon à débarrasser la poudre des sucres solubles. La poudre épuisée et séchée est transvasée quantitativement dans un erlenmeyer dans lequel on effectuera la transformation en empois et l'hydrolyse par la pancréatine. Nous avons obtenu les chiffres suivants, amidon pour 100 grammes :

Aspect I	Ridés	18	19			
II {	Intermédiaires. . . .	26	28	29	32	33
	lisses	32	34			

Pour déterminer la fréquence des graines dont la teneur en amidon est intermédiaire, il faudrait effectuer des analyses très nombreuses, car l'aspect seul ne suffit pas à décider de la teneur en amidon et quelques formes dont l'aspect ne permettait pas de classement parmi les Pois lisses nous ont donné des teneurs en amidon voisines du type lisse. Tout ce que l'on peut dire, c'est que ces graines sont assez rares. Cet état qui est l'exception reste néanmoins à interpréter. Il peut être dû soit à un développement incomplet de l'ovule, soit à un équilibre nouveau.

Imbibition. — Le pouvoir d'imbibition est aussi, pour un certain nombre de graines, intermédiaire de celui des parents.

I	Ridés	2,5	2,54	2,58	2,6
II {	intermédiaires	2,1	2,15	2,2	2,4
	lisses	1,9	1,93	2	2,1

Mais dans la grande majorité des cas ces pouvoirs sont comparables soit à celui du type lisse, soit à celui du type ridé.

En résumé, le *Pisum arvense*, pois lisse, que la composition en glucides et certaines propriétés physiologiques (imbibition, germination) rapprochent très nettement des types ronds de *Pisum sativum*, croisé avec une variété de *Pisum sativum* à graines ridées, ne donne pas des résultats identiques, pour les propriétés biochimiques des hybrides, à ceux obtenus dans les croisements entre variétés de *Pisum sativum*. Malgré des analogies assez grandes, on ne peut douter de l'existence de types intermédiaires dans la disjonction. Cette particularité était apparue à TSCHERMAK qui, en 1903, s'était efforcé sans y réussir, d'étendre aux croisements entre espèces de Pois les règles de disjonction si nettes pour certains croisements de variétés. En apportant une méthode d'analyse

biochimique précisant la nature des caractères en présence, nous avons l'espoir de résoudre ce problème.

D'ailleurs tous les génétistes ont constaté les grandes difficultés de l'application rigoureuse des règles numériques de MENDEL, même pour un couple de caractères parfaitement défini, lorsque les ascendants diffèrent par les multiples divergences qui les ont fait classer dans des espèces distinctes.

Il semble que l'examen du degré et de la nature de l'indépendance des caractères puisse apporter une solution à ce problème.

Au point de vue du mécanisme de la dominance pour le taux d'amidon de la graine, il y a excès d'activité amylogène sur arrêt prématuré de cette activité, donc inhibition partielle de cette activité pour les variétés à Pois ridés de *Pisum sativum*. Mais les études faites avec *Pisum arvense* laissent supposer des formes diverses d'inhibition, peut-être de nature différente en raison des multiples divergences spécifiques qui séparent l'ensemble des formes groupées sous le nom de *Pisum arvense* L. et l'ensemble plus homogène des pois réunis sous le nom de *Pisum sativum* L.

**Appendice sur la teneur en azote total
de deux variétés de *Pisum sativum* et *Pisum arvense*
et de leurs hybrides.**

Il nous a été difficile de trouver entre variétés de Pois des différences de teneur en azote des graines suffisante pour justifier une étude génétique de cette teneur. Cette teneur n'est pas très constante suivant les récoltes et suivant les graines et il est impossible d'avoir des résultats nets si l'on ne part pas de différences bien tranchées, qui soient fonction de la variété.

D'autre part nous devons signaler l'infidélité de la méthode de KJELDAHL même modifiée pour déterminer la teneur en azote des graines de Pois. En définitive nous avons dû nous adresser à la méthode classique, plus sûre mais malheureusement trop longue de DUMAS. Néanmoins il nous semble utile de donner ici les résultats les plus nets en faisant des réserves pour l'interprétation génétique.

Les deux pois qui, parmi les variétés étudiées ici, présentaient le plus de différences relativement à la teneur en azote total, sont :

le *Pisum arvense* lisse et le *Pisum sativum* var. Le Délicieux, ridé les teneurs en azote des *Pisum sativum* à graines lisses se plaçant entre ces deux valeurs.

On doit remarquer une fois de plus, que l'analyse nous donne des *proportions* entre les divers constituants et non des valeurs absolues pour lesquelles il y aurait lieu de faire intervenir l'unité biologique : graine. Si par rapport au poids de substance sèche, l'un des constituants se trouve augmenté, de ce fait, la proportion des autres peut apparaître diminuée, bien que la quantité reste la même en valeur absolue.

En ce qui concerne l'amidon l'étude physiologique montre qu'en valeur absolue et relative, la quantité d'amidon, liée à l'activité amylogène de l'embryon, est différente chez les variétés ridées et rondes. Mais nous n'avons pas fait de démonstration de ce genre pour la teneur en azote total. Voici les résultats des analyses.

	Azote total pour 100 gr. de substance sèche
<i>P. sativum</i> var. Le Délicieux	4,94
<i>P. arvense</i>	4,11
<i>P. sativum</i> × <i>P. arvense</i> F ₁	4,38
F ₂ { ridé	4,44
{ rond	4,21

En F₁ nous obtenons une valeur intermédiaire. En F₂ nous n'apercevons pas une disjonction nette pour les teneurs en azote total. La proportion d'azote total dans la graine n'apparaît pas simplement comme une conséquence de l'augmentation ou de la diminution du taux d'amidon. Il y a donc lieu d'entreprendre une étude détaillée, notamment des composants protidiques de la graine de Pois pour les deux variétés et leurs croisements. C'est ce que nous avons commencé à étudier.

VII. — Discussion de la nature factorielle du couple de caractères rond-ridé d'après les données physiologiques.

L'application stricte des lois de MENDEL repose sur un certain nombre de postulats que M. L. BLARINGHEM a mis en évidence dans ses ouvrages (1913-1919-1928).

1° La pureté et la stabilité des lignées. Nous pouvons nous en assurer en observant la constance pendant de nombreuses générations des caractères qui nous sont accessibles.

2° La constance du milieu extérieur auquel elles sont adaptées, propre à maintenir la stabilité des lignées.

3° L'équivalence des gamètes.

4° La fécondité indéfinie des lignées et des produits de leurs croisements.

5° La pureté et l'indépendance des caractères.

L'interprétation des lois de MENDEL n'est véritablement claire que si l'on a présent à l'esprit les conditions qui les régissent. Expérimentalement nous constatons que ces lois s'appliquent plus ou moins, ou pas du tout, suivant les variétés, suivant les espèces entre lesquelles on a effectué des croisements. Le fait qu'elles expriment un grand nombre de résultats conduit à définir et à préciser les conditions nécessaires que comporte leur application.

Il est possible de choisir des lignées pures et de s'assurer que les conditions de milieu ne tendent pas à faire varier les caractères de la plante. Mais les trois dernières conditions énoncées ne sont pas directement accessibles. Si les lois de MENDEL ne s'appliquent pas malgré les deux premières précautions prises, on est conduit à vérifier si l'on a satisfait aux trois dernières.

La preuve de l'équivalence des gamètes se trouve dans la similitude des descendants d'un croisement avec ceux du croisement réciproque.

La fécondité des lignées et de leurs croisements a été normale pour les variétés de *Pisum sativum* et leurs hybrides que nous avons étudiés.

Indépendance des caractères. — L'indépendance des caractères est la condition la plus délicate à préciser. Un caractère n'est supposé indépendant que lorsqu'il obéit aux règles numériques de MENDEL. Mais une telle constatation est empirique et l'on peut se demander quels sont la nature et le degré de cette indépendance. Nous savons d'autre part que l'on ne peut modifier l'un des éléments de la cellule vivante sans provoquer des changements dans l'équilibre cellulaire.

La similitude profonde des lignées croisées est favorable à la manifestation indépendante des rares caractères par lesquels elles divergent.

Si cette similitude devient moindre, comme dans les croisements entre espèces différentes, les caractères peuvent ne plus se manifester de la même façon, précisément parce qu'ils trahissent leurs véritables attaches avec un équilibre cellulaire déterminé, qui était commun aux deux parents pour des lignées très proches.

Dans les recherches précédentes, j'ai étudié, non pas un élément de la matière vivante, mais le taux d'accumulation d'une substance définie, l'amidon qui, pendant la formation de la graine se trouve condensé sous forme d'inclusion dans le plaste, en dehors du protoplasme actif. Or, le taux de cette substance inerte, écartée jusqu'à la germination de la graine du métabolisme de la cellule, suit strictement les règles de MENDEL, en ce qui concerne l'excédent d'amidon présenté par le Pois rond, sur la quantité de cet amidon présentée par le Pois ridé à maturité.

Cet excédent s'élève à plus du tiers du contingent amylacé du Pois rond et ne se forme pas chez le Pois ridé. On peut donc considérer ce tiers d'amidon comme un caractère génétique bien net se traduisant sous l'aspect présence-absence.

Donc, au point de vue de la définition même d'un caractère génétique, rien ne s'oppose à ce que nous considérions le taux d'amidon de la graine, comme traduisant une propriété héréditaire de la plante bien définie entre certaines limites.

On peut même dire que ce couple de caractères est plus précis que la considération de la forme du Pois. En effet, nous avons parfois rencontré dans les croisements de variétés des formes de graines présentant de légères dépressions. Nous avons pu, grâce à l'analyse biochimique, les classer d'une façon incontestable avec les types dominants. D'autre part, nous avons pu rattacher les types de graines « bossuées » aux formes rondes par des analogies dans la composition en glucides de ces deux formes.

Nous sommes conduit à rechercher quelles sont les relations qui existent entre les diverses propriétés étudiées chez les hybrides et dont nous avons vu qu'elles caractérisaient plus ou moins les types dominant et récessif. Ces propriétés sont les suivantes :

- 1° Teneur en amidon.
- 2° Teneur en glucides solubles.
- 3° Pouvoir d'imbibition.
- 4° Forme de la graine mûre.

Nous ajouterons une cinquième propriété dont d'autres auteurs

se sont préoccupés : 5° Aspect pluri ou monoloculaire des grains d'amidon.

Teneur en amidon. — Le taux d'amidon, qui a donné les résultats les plus faciles à interpréter dépend, comme nous l'avons vu, de l'activité amylogène des cotylédons de Pois. D'autre part l'étude physio-cytologique de MAIGE (1926) conduit aux mêmes conclusions. Ce dernier auteur a étudié comparativement l'amylogenèse dans les cotylédons de Pois ridés et de Pois ronds. Ses conclusions ont été données au début de ce travail (Historique). D'autre part, MAIGE a déterminé expérimentalement les conditions physiologiques de la réaction amylogène uniloculaire ou pluriloculaire des plastes. Il dit notamment :

« Si un même taux de sucre détermine dans des cellules différentes les deux réactions (monoloculaire et pluriloculaire) la réaction pluriloculaire est l'indice, pour les cellules qui la présentent, d'une excitabilité amylogène moindre ».

Les analyses biochimiques au cours de l'évolution de la graine nous obligent à considérer le Pois ridé comme présentant, par rapport au Pois rond, une activité amylogène moindre. D'autre part, l'aspect pluriloculaire de l'amidon de Pois ridé a conduit MAIGE à la même conclusion. Concluons donc que le taux d'amidon inférieur de la graine ridée, et l'aspect pluriloculaire des grains d'amidon, sont dus à la même cause qui est la déficience de l'amylogenèse du Pois ridé par rapport au Pois rond.

Glucides solubles. — La richesse en glucides solubles du Pois ridé sec est plus apparente que réelle, elle résulte nous l'avons vu, de l'incapacité partielle de la graine à les condenser en amidon. La teneur en eau exagérée de la graine mûre est une autre conséquence de ce défaut de condensation, d'insolubilisation. Cette faible capacité de condensation présente chez tous les Pois d'aspect ridé étudiés, le même seuil, la disjonction des hybrides s'effectuant suivant ce seuil. La graine termine son évolution toujours au même taux d'amidon. Cette constance remarquable chez toutes les variétés analysées, malgré la divergence d'autres caractères morphologiques, traduit un équilibre physiologique déterminé, différent de celui du Pois rond.

Pouvoir d'imbibition. — On peut penser que le pouvoir d'imbibition de la graine est déterminé en partie par les mêmes causes qui maintenaient dans la graine mûre une teneur en eau plus éle-

vée dans le Pois ridé que dans le Pois rond. En particulier les glucides peuvent agir de deux façons pour augmenter ce pouvoir d'imbibition : 1° par la présence chez le Pois ridé d'une plus grande proportion de glucides solubles modifiant la turgescence par leur pression osmotique.

2° En ce qui concerne l'amidon, par son affinité vis-à-vis de l'eau qui peut être plus grande chez le Pois ridé que chez le Pois rond. De nouvelles études sont nécessaires pour déterminer cette affinité et le rapport de celle-ci avec le degré de condensation moléculaire de l'amidon, ou avec ses propriétés colloïdales. Chez le maïs, par exemple, en comparant l'amidon du maïs ridé à celui du maïs lisse, j'ai pu constater que leur affinité vis-à-vis de l'eau était bien différente. Une grande partie de l'amidon du maïs ridé forme avec l'eau, immédiatement, sans nécessiter l'action de la chaleur comme pour un empois, une suspension laiteuse d'allure colloïdale qui ne précipite que si l'on ajoute de l'alcool. Les grains d'amidon du maïs lisse dont l'aspect figuré est typique au microscope se déposent facilement au fond de l'eau.

Mais si des différences glucidiques peuvent avoir une action sur la valeur du pouvoir d'imbibition, cela ne signifie pas que chez le Pois, toute différence dans le pouvoir d'imbibition est attribuable aux glucides.

En effet, le pouvoir d'imbibition de la graine ne peut être considéré comme traduisant un caractère pur, car chaque constituant de la graine peut intervenir par son affinité propre vis-à-vis de l'eau. D'ailleurs la valeur du pouvoir d'imbibition donne au point de vue génétique moins de sécurité que la teneur en amidon puisque les différences peuvent être attribuées à des causes diverses. L'exemple du pouvoir d'imbibition chez le Pois bossué apparaît pour cela une indication assez caractéristique. Nous avons en effet noté que ces Pois présentent avec les Pois ronds de grandes analogies en ce qui concerne la teneur en glucides. Or leur pouvoir d'imbibition, d'ailleurs variable de graine à graine, peut aller de 1,9 à 2,2 les pouvoirs d'imbibition des pois ronds se tenant aux environs immédiats de 1,9.

Le pouvoir d'imbibition présente un criterium moins sûr que l'analyse, car il peut varier avec l'état des colloïdes de la graine qui n'est pas forcément identique même pour les graines d'une variété pure car il peut varier avec l'action du milieu dans lequel la graine

est desséchée et conservée ainsi que du temps de conservation.

Relations avec la forme. — *A priori*, les relations entre la forme et les propriétés étudiées ne peuvent être qu'indirectes. La forme est un résultat complexe dont il est difficile de discerner tous les éléments. Nous avons constaté un certain parallélisme entre la forme et les autres propriétés. Il est d'ailleurs plus net pour le pois ridé que pour le pois rond qui partage avec le pois bossué quelques propriétés biochimiques communes.

Mais, dans les disjonctions étudiées, l'aspect marche de pair avec le taux d'amidon et de glucides solubles, le pouvoir d'imbibition, la grosseur des grains d'amidon et nous n'avons aucune raison de présenter la forme comme un caractère indépendant de ces propriétés. Néanmoins pour les croisements de lignées qui suivent strictement la règle de MENDEL pour l'hérédité de l'amidon, j'ai observé surtout en première génération et dans la combinaison Ridé $\times$ Rond la fréquence de légères dépressions chez les pois comptés comme ronds ; cet aspect aurait pu faire classer ces graines parmi les formes légèrement « bossuées ». Il semble donc intervenir un élément qui, sans peut-être constituer un caractère génétique indépendant, peut nous faire hésiter dans l'interprétation du caractère « rond ».

Enfin, le déterminisme de la forme étant très mal connu, il n'est pas étonnant de rencontrer pour cette propriété, des difficultés lorsqu'il s'agit de traduire des caractères héréditaires bien tranchés. Pour l'aspect ridé on peut établir une analogie avec l'apparence que revêtent après dessiccation tous les organes (fruits, par exemple) riches en eau et présentant un volume important. DENAÏFFE avait d'ailleurs bien vu une corrélation entre la richesse en eau du pois dit « ridé » et son aspect après dessiccation.

On peut considérer aussi que la diminution de volume causée par l'évaporation peut s'effectuer dans la cellule d'une manière qui n'est pas forcément isodiamétrale et provoquer ainsi des irrégularités dans la forme extérieure.

En résumé, la régularité dans la forme, la valeur de l'imbibition ne peuvent toujours être interprétées comme traduisant forcément la pureté d'un caractère parce que ces aspects sont le résultat de propriétés complexes, dont nous ignorons en partie les éléments.

Mais un seul facteur génétique a pu entraîner avec lui des différences de teneur en glucides, de pouvoir d'imbibition et de forme de

telle façon que l'on puisse vérifier par le simple aspect extérieur de la graine les règles de MENDEL.

VIII. — Mécanisme de la dominance du caractère amylicé chez le Pois.

Après cette étude, on peut se demander quel est le mécanisme de la dominance du caractère le plus amylicé sur le caractère le moins amylicé.

Pour répondre à une pareille question il faudrait d'abord connaître quel est le mécanisme de la synthèse de l'amidon dans les cotylédons de Pois. La question n'est pas résolue, mais nous pouvons d'après les observations et expériences nous faire une idée de ce mécanisme.

1° *Analogie de l'amylogenèse avec les réactions diastasiques.* — On n'est pas parvenu jusqu'à présent à faire la synthèse diastasique de l'amidon, mais, depuis les recherches de CROFT HILL (1898), puis de BOURQUELOT, BRIDEL, HÉRISSEY (1913-1919), etc., on a opéré la synthèse diastasique de quelques glucides (isomaltose, gentiobiose, cellobiose, etc.). *A priori*, la synthèse d'un glucide tel que l'amidon ne paraît pas impossible. L'échec de tous les expérimentateurs semble dû principalement à deux causes : 1° les sucres qu'ils présentent à l'action synthétisante des diastases ne semblent pas être constitués par les formes extrêmement labiles qui paraissent entrer dans la constitution de l'amidon. 2° Les diastases introduites dans ces solutions de sucre ne semblent pas être identiques à celles qui *in vivo* président à la synthèse de l'amidon.

Mais, si l'on ne sait pas faire la synthèse de l'amidon, on en connaît l'hydrolyse diastasique.

Cette hydrolyse complexe dans laquelle semblent intervenir au moins deux diastases : amylase et maltase, conduit de l'amidon à des substances moins condensées, dextrines puis maltose et enfin glucose terme ultime de l'hydrolyse.

Dans la plante, si l'on trouve parfois (rarement) maltose et amidon simultanément, il est si rare de pouvoir caractériser des dextrines en présence de l'amidon que leur existence a pu être contestée pour un bon nombre de plantes (v. H. COLIN).

D'autre part, il est assez fréquent de trouver à côté de l'amidon

d'autres sucres, le saccharose par exemple ; pendant la maturation de la banane il se fait une transformation massive de l'amidon en saccharose, or si nous mettons en contact de la pulpe de banane broyée avec un empois d'amidon, nous n'obtenons pas le saccharose, mais des produits dextriniformes et des sucres réducteurs.

Il est donc probable que l'hydrolyse diastasique *in vitro* ne donne pas forcément une image exacte des transformations de l'amidon dans la plante. Néanmoins, les raisons sont nombreuses de penser que ces transformations sont d'ordre diastasique, puisque cette hypothèse a conduit pour d'autres polysaccharides, à leur synthèse diastasique à partir de sucres simples.

D'autre part, MAIGE (1926) par une étude physiocyto logique a mis en relief deux conditions de cette amylogénèse :

1° La concentration de la cellule en sucres solubles.

2° Le seuil de condensation amylogène du plaste. Nous remarquerons que cette dernière condition se manifeste dans les expériences de MAIGE d'une façon analogue à une véritable activité diastasique. Nous pouvons donc interpréter les faits de la façon suivante : l'amylogénèse dépend :

1) de la concentration en sucres transformables en amidon dans la cellule,

2) de l'activité diastasique des plastes amylogènes.

Dans la graine de Pois, quelle image peut-on se faire de l'amylogénèse ?

La plante fournit à la graine, pendant toute la durée de son développement, un contingent de glucides solubles constamment renouvelé. Ces glucides solubles se trouvent, pendant l'évolution du Pois, à une concentration telle qu'elle rend possible la synthèse de l'amidon, mais cette synthèse ne s'opère que dans la mesure de l'activité amylogène des plastes c'est-à-dire, d'après l'hypothèse, dans la mesure de leur activité diastasique. Le plaste condense les glucides solubles en amidon, forme insoluble ; cette quantité de glucides transformés disparaît donc du champ de la réaction en se déposant sous forme insoluble. Il en résulte une rupture d'équilibre entre la solution de glucides et le plaste qui provoque un nouvel appel de ces sucres. La sève provenant de la plante rétablit la concentration primitive en sucres solubles, dont une partie à son tour va être condensée et insolubilisée sous forme d'amidon. Ce cycle de réactions recommencera et il se formera dans le plaste des dépôts suc-

cessifs d'amidon jusqu'à la fin de la maturation de la graine, marquée par l'acquisition d'un équilibre stable, se manifestant par un taux déterminé d'amidon. Pour l'explication qui va suivre il est nécessaire de souligner qu'une certaine concentration en glucides solubles est constamment rétablie dans la graine par l'apport de la sève.

Si l'amylogénèse est, dans la plante, le résultat d'actions diastasiques sur des sucres solubles, nous pouvons appliquer à cette synthèse les lois établies pour les actions diastasiques.

Ces lois ont été d'abord établies pour l'hydrolyse. Nous pensons qu'elles sont applicables dans leurs grandes lignes à la synthèse bien que l'on ne possède pas de données aussi nettes.

Ces lois dérivent :

1° de l'application aux réactions diastasiques de la loi d'action de masse vérifiée en chimie. Victor HENRI (1903), notamment, s'est efforcé de mettre ces faits en évidence ;

2° de l'hypothèse émise pour la première fois par BROWN (1902) d'une combinaison entre le sucre et l'enzyme.

H. COLIN et A. CHAUDUN (1918-1930) ont déduit de ces principes des propositions fort claires qu'ils ont vérifiées par l'expérience, notamment en ce qui concerne l'hydrolyse du saccharose par la sucrase. Pour cette action diastasiqque ces propositions sont les suivantes :

« a) Si le saccharose est en excès par rapport à l'enzyme le poids
« de sucre hydrolysé au temps t sera indépendant de la concentra-
« tion initiale a en saccharose et proportionnel à la quantité de
« diastase n .

« b) Si l'enzyme est en excès par rapport au saccharose de poids x ,
« le sucre hydrolysé au temps t sera proportionnel à la concentra-
« tion initiale en saccharose a et indépendant de la quantité de
« sucrase n .

« L'allure de l'hydrolyse diastasiqque dépend non pas de la valeur
« absolue de la teneur en sucre mais du rapport des concentrations
« $\frac{a}{n}$ en saccharose et en ferment.

« Lorsque l'enzyme est en excès par rapport au saccharose la
« vitesse de la réaction décroît dès le début ; lorsque c'est l'inverse,
« la vitesse se maintient constante tant que l'excès de saccharose
« n'est pas hydrolysé.

« Si on désigne par n_1 la quantité de sucrase qui correspond exactement à la quantité de sucre a_1 , on peut poser $\frac{a_1}{n_1} = 1$ ».

Supposons que nous partions toujours d'une même concentration a_1 en sucres.

« Si $n < n_1$ on aura $\frac{a_1}{n} > 1$; dans ce cas la vitesse initiale croît proportionnellement à la quantité d'enzyme n , jusqu'à ce qu'il y ait assez de diastase, c'est-à-dire pour $n = n_1$.

« Si $n \geq n_1$ la vitesse initiale est maximum et reste la même quelle que soit la quantité de diastase ajoutée ».

Ces lois s'appliquent à l'hydrolyse d'autres glucides. Supposons que par un artifice quelconque on puisse constamment rétablir la concentration initiale a_1 en sucre transformable et d'autre part éliminer du champ de la réaction le sucre transformé (soit par transformation secondaire des produits de l'hydrolyse soit par insolubilisation des sucres hydrolysés); la vitesse aura toujours la valeur de la vitesse initiale, et la quantité de sucre transformé au bout du même temps t_m sera proportionnel à cette vitesse initiale, c'est-à-dire proportionnel à la quantité de diastases n , si $n < n_1$.

Si $n = n_1$ la quantité de sucre transformé au bout d'un certain temps t_m sera maximum pour la concentration a_1 en sucre transformable. Si $n > n_1$ la quantité de sucre transformé au bout du même temps t_m sera la même que précédemment quelles que soient les quantités de diastase ajoutées.

On n'a pas établi jusqu'à présent ces lois d'une façon aussi claire pour la synthèse. Mais les résultats obtenus par BOURQUELOT et son école peuvent très bien être interprétés à la lumière de ces faits. On sait notamment d'après O. BAILLY (1917) et d'après quelques expériences de BRIDEL que la loi d'action de masse peut être appliquée à la synthèse biochimique et si l'on n'a pas mis en évidence jusqu'à présent l'intérêt pour la synthèse que présente le rapport $\frac{a}{n}$ de la concentration en substances transformables à la concentration en diastase c'est que l'expérimentation est plus délicate que pour l'hydrolyse. Néanmoins COIRRE, BRIDEL, VERDON, etc. ont établi avec BOURQUELOT que dans certaines conditions, la vitesse de la synthèse des alcool-glucosides est fonction de la quantité d'émulsine introduite dans le milieu.

Nous admettons donc que les faits mis en évidence par COLIN et

CHAUDUN pour l'hydrolyse sont valables pour la synthèse. Transposons ces données pour l'amylogénèse chez le Pois.

On a établi que, chez le Pois, le taux d'amidon acquis à la fin de la maturation de la graine était fonction de l'activité amylogène de l'embryon. Ce taux plus faible chez le Pois ridé que chez le Pois rond est explicable pour le premier par une activité amylogène également plus faible :

1° Substituons à la notion d'activité amylogène celle d'activité diastasique et, à cette dernière, celle de quantité de diastases.

2° Supposons que tout le temps de l'évolution de la plante la concentration a_1 en sucres transformables en amidon fourni par la plante soit constamment rétabli par l'apport de la sève à mesure que l'amidon insolubilisé est écarté du champ de la réaction.

3° Que cette concentration a_1 soit équivalente pour les graines rondes et les graines ridées (cette équivalence paraît évidente pour les hybrides F_2 où les graines disjointes pour le taux d'amidon se sont développées sur la même plante dans la même gousse et simultanément).

Soit $n < N$ et soit $n + n$ la quantité de diastases amylogènes dans l'embryon de la graine *ridée* ($n + n$ représentant la possibilité de l'ovule additionnée de celle du pollen) et soit $N + N$ la quantité de diastases amylogènes dans la graine *ronde* de la variété pure (N pour l'ovule, N pour le pollen).

Nous aurons pour une graine *hybride* F_1 par exemple et d'une façon générale pour un *hétérozygote*, où le caractère le plus amy-lacé domine, la quantité de diastase correspondant à $n + N$.

4° Supposons que $n + N = n_1$ c'est-à-dire soit la quantité de diastases susceptible de déclancher dans le milieu de concentration a_1 la vitesse initiale maximum de l'amylogénèse (cette vitesse restera la même si l'on admet que la concentration initiale a_1 est constamment rétablie) dans ce cas $\frac{a_1}{n + N}$ sera égal à $\frac{a_1}{n_1}$ et le taux d'amidon acquis à la fin de l'évolution de la graine sera maximum pour la concentration a_1 et la quantité de diastases n_1 .

Dans ce cas pour le pois ridé, la quantité de diastases $n + n$ sera inférieure à n_1 . Pour la même concentration a_1 , on aura donc

$$n + n < n + N$$

$$n + n < n_1 \text{ c'est-à-dire } \frac{a_1}{n + n} > \frac{a_1}{n_1}.$$

On a vu que dans ce cas la vitesse initiale est inférieure à la valeur maximum précédente (si a_1 reste constant pendant l'évolution de la graine, la vitesse reste constamment inférieure à la vitesse précédente).

Pour un embryon d'une variété pure de Pois rond la quantité de diastase sera de $N + N$.

$$\begin{array}{l} \text{Or} \\ \text{et} \end{array} \quad \begin{array}{l} N + N > n + N \\ N + N > n_1. \end{array}$$

Nous nous trouvons dans le cas, où, pour la concentration a_1 la vitesse ayant atteint son maximum ne peut être augmentée quelles que soient les quantités de diastases ajoutées. Dans ce cas le taux d'amidon de la graine à la fin de son évolution sera le même que pour l'hétérozygote représenté par $n + N$.

Nous remarquons que ce raisonnement est particulièrement valable pour une plante hétérozygote où l'on trouve côte à côte dans la même gousse, et se développant dans les mêmes conditions de milieu, de nutrition, et pendant le même intervalle de temps, des graines de formule $N + N$ faisant retour au type rond pur, $n + n$ faisant retour au type ridé pur, $n + N$ et $N + n$ hétérozygotes.

En résumé on a pour la concentration a_1 constamment rétablie, avec les conditions

$$\begin{array}{l} n + N = n_1 \\ \text{ou} \\ N + N > n_1 \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \text{vitesse maximum de l'amylogénèse et par consé-} \\ \text{quent taux maximum d'amidon à la fin de la} \\ \text{maturation} \end{array} \right.$$

pour $n + n < n_1$ vitesse inférieure à la précédente, taux d'amidon inférieur à la maturation.

Ces diverses hypothèses permettent d'expliquer chez les croisements de variété entre *Pisum*, la dominance complète, sans aucune dilution du caractère le plus amylicé sur le caractère moins amylicé du pois ridé; elles permettent également d'expliquer le maintien pour les graines ridées (récessives) issues d'hybrides, du même seuil d'activité amylogène que possédait la variété pure initiale.

Nous devons dire que nous avons été obligé de simplifier les phénomènes considérablement, de les réduire à quelques traits qui nous ont paru les plus typiques pour arriver à une certaine clarté dans l'exposition.

Il est bien évident que les phénomènes sont beaucoup plus com-

plexes et très mal connus. Par exemple il est possible que l'activité amylogène des plastes varie au cours de l'évolution de la graine, que la concentration de la sève en sucres varie également. D'autre part la synthèse de l'amidon peut être le résultat convergent de l'action de plusieurs diastases. Il faut peut-être tenir compte également des échanges gazeux à chaque instant et des variations du milieu cellulaire. Une conception dynamique et non plus seulement statique de tous ces phénomènes est nécessaire pour expliquer les résultats acquis pour la graine à l'état de repos.

Mais l'expérimentation donne pour les cas étudiés des résultats qui peuvent être analysés clairement par cette interprétation commode.

Cette explication substitue à la notion de caractère — plus ou moins amylicé — de la graine, celle plus générale de présence, absence d'un excès de diastases amylogènes : présence dans le pois rond, absence dans le pois ridé.

TROISIÈME PARTIE

IX. — Héritéité du poids de la graine chez le *Pisum*.

Au cours de ces recherches nous nous sommes demandé si un caractère quantitatif comme le taux d'amidon d'une graine avait une action dans le sens d'une modification du poids final de la graine mûre et sèche. Il est logique de le penser, mais il pourrait y avoir une compensation de poids par la formation plus ou moins active d'autres substances qui ne sont pas l'amidon.

Nous sommes donc amenés à analyser l'héritéité du poids de la graine.

Pour étudier cette propriété des graines il est indispensable de cultiver les plantes dans des conditions comparables. On sait en effet que le milieu intervient d'une façon très directe pour déterminer ce poids. Cette simple remarque doit attirer notre attention sur toutes les conditions de nutrition de la graine.

Le matériel décrit pour l'analyse du couple de caractères rond-ridé nous a servi pour examiner l'héritéité du poids de la graine.

Chez le *Pisum*, cette propriété est essentiellement fonction du poids des cotylédons. Voici par exemple les chiffres trouvés pour trois des variétés étudiées chez une graine prise au hasard (en centigrammes).

	<i>Pisum arvense</i>	<i>Pisum sativum</i>	
		Très hâtif d'Arras	Le Délicieux
Graine entière	11,6	35,34	45,98
Tégument	1,46	2,63	1,93
Plantule	0,15	0,35	0,50
Cotylédons	9,99	32,36	43,58
Poids du tégument			
Poids de la graine	0,13	0,07	0,04

Ce dernier rapport $\frac{\text{Poids du tégument}}{\text{Poids de la graine}}$ met en évidence la relation qui existe entre le développement de ce tégument et la surface spécifique de la graine.

De plus, sa faible valeur nous donne le droit de considérer le poids des graines comme une propriété de l'embryon en première approximation.

A. Poids des graines hybrides en première génération.

Le tégument de la graine, chez l'hybride de première génération appartient à l'ovule, c'est-à-dire à la plante mère. Par contre les cotylédons appartiennent à l'embryon et sont par conséquent hybrides. Nous allons montrer que l'on retrouve le caractère maternel dans la taille et le poids de la graine hybride, qui est chez le *Pisum* essentiellement fonction du poids des cotylédons. La photographie suivante montre clairement les relations de taille qu'il existe entre la graine hybride F_1 et la graine de la plante mère.

De plus, on remarque une ressemblance très grande entre tous les hybrides F_1 de même mère, bien que les variétés ou espèces qui ont fourni le pollen soient nettement différentes.

Ces ressemblances semblent dues au mode particulier d'accroissement de l'ovule, caractère végétatif qui n'apparaît pas sensiblement altéré par l'hybridation.

Cette faculté d'accroissement de l'ovule fécondé se traduit aussi par des analogies de poids de la graine hybride avec la graine de la plante mère comme on peut le voir pour les déterminations suivantes :

Pour établir le poids moyen des graines on a fait le rapport $\frac{\text{Poids total des graines}}{\text{Nombre de graines}}$. Pour cela nous avons pu disposer dans chaque croisement d'au moins 100 graines. On a éliminé les graines rogues dans certains cas où cette forme se présentait. Elles feront l'objet d'une étude séparée.

Les graines étaient dans des états de dessiccation comparables pour les parents et les hybrides et proviennent de la même récolte.



Fig. 13. — Photographie réduite à 4/5^e montrant la parenté des formes de graine F₁ avec la forme des graines des parents.

♀		♂	
1.	<i>Pisum sativum</i> L. var. Le Délicieux.		
2.	—	—	× Très hâtif d'Arras.
3.	—	—	× <i>Pisum arvense</i> .
4.	—	—	× <i>Pisum Jomardii</i> .
5.	—	var. Très hâtif d'Arras.	
6.	—	—	× Le Délicieux.
7.	—	—	× Merveille d'Amérique.
8.	—	—	× <i>P. arvense</i> .
9.	<i>Pisum arvense</i> .		
10.	—	× <i>P. sativum</i> var. Très hâtif d'Arras.	
11.	—	× —	Le Délicieux.
12.	<i>Pisum sativum</i> L. var. Nain vert.		
13.	<i>Pisum Jomardii</i>		
14.	—	× <i>P. sativum</i> var. Le Délicieux.	
15.	<i>Pisum sativum</i> var. Ridé de Knight		
16.	—	—	× Nain vert.

Variétés à graines ridées

Poids
d'une graine

Variétés à graines lisses

Poids
d'une graine

Récolte 1932 :

Le Délicieux . . .	0 gr. 39	<i>Pisum arvense</i> . .	0 gr. 14
Ridé de Knight . .	0 gr. 34	Très hâtif d'Arras.	0 gr. 29
Merveille d'Amérique.	0 gr. 22	Nain vert . . .	0 gr. 26

Hybrides F₁ (1932)Poids
d'une graine

Ridé × Rond :

Délicieux × <i>Pisum arvense</i>	0 gr. 41
Ridé de Knight × Nain vert.	0 gr. 38
Merveille d'Amérique × T. h. d'Arras. . .	0 gr. 27

Rond × Ridé :

<i>Pisum arvense</i> × Délicieux	0 gr. 15
Nain vert × Ridé de Knight.	0 gr. 28
T. h. d'Arras × Merveille d'Amérique. . .	0 gr. 30

Pour mettre en évidence les relations entre la graine de l'hybride et celle de la plante mère faisons le rapport des poids :

$$\frac{\text{Ridé} \times \text{Rond}}{\text{Ridé}} \text{ et } \frac{\text{Rond} \times \text{Ridé}}{\text{Rond}} .$$

D'autre part pour marquer la différence de poids entre les parents faisons le rapport $\frac{\text{Ridé}}{\text{Rond}}$. Nous avons :

$\frac{\text{Ridé} \times \text{Rond}}{\text{Ridé}}$	$\frac{\text{Ridé}}{\text{Rond}}$	$\frac{\text{Rond} \times \text{Ridé}}{\text{Rond}}$
$\frac{\text{Délicieux} \times P. arvense}{\text{Délicieux}} = 1$	$\frac{\text{Délicieux}}{P. arvense} = 2,5$	$\frac{P. arvense \times \text{Délicieux}}{P. arvense} = 1$
$\frac{R. de Knight \times \text{Nain vert}}{\text{Ridé de Knight}} = 1,1$	$\frac{R. de Knight}{\text{Nain vert}} = 1,3$	$\frac{\text{Nain vert} \times R. de Knight}{\text{Nain vert}} = 1,05$
$\frac{\text{Merv. d'Amérique} \times \text{T. h. d'Arras}}{\text{Merveille d'Amérique}} = 1,2$	$\frac{\text{Merv. d'Amérique}}{\text{T. h. d'Arras}} = 0,8$	$\frac{\text{T. h. d'Arras} \times \text{Merv. d'Amérique}}{\text{T. h. d'Arras}} = 1,1$
Récolte 1931 :		
$\frac{\text{Délicieux} \times \text{T. h. d'Arras}}{\text{Délicieux}} = 1,1$	$\frac{\text{Délicieux}}{\text{T. h. d'Arras}} = 1,3$	$\frac{\text{T. h. d'Arras} \times \text{Délicieux}}{\text{T. h. d'Arras}} = 1,1$

Ajoutons les résultats trouvés pour la combinaison de deux pois ronds (Récolte 1932) :

$$\frac{\text{Très hâtif d'Arras} \times P. arvense}{\text{Très hâtif d'Arras}} = 0,98 \quad \frac{\text{Arras}}{P. arvense} = 1,95 \quad \frac{P. arvense \times \text{Très hâtif d'Arras}}{P. arvense} = 1$$

Dans les cas observés, le rapport entre le poids de la graine hybride d'une part et de la graine de la plante mère d'autre part

est voisin de 1 quel que soit le rapport des poids des parents. Il est légèrement supérieur à 1 ce fait traduit probablement l'intervention d'un pollen de variété différente à celui de l'ovule (Action de la fécondation croisée sur la vigueur de l'hybride). Il est possible que le pollen intervienne pour modifier plus ou moins cet excédent suivant qu'il appartient à une variété donnant des graines plus ou moins lourdes. Mais le fait le plus important est l'influence de la plante mère sur le poids de l'embryon (le poids des enveloppes étant faible par rapport à celui de l'embryon). Nous sommes donc amené à admettre que ce poids est fonction de la quantité de matériaux nutritifs fournis par la mère. Tout se passe comme si une plus ou moins grande quantité de matériaux nutritifs fournis à l'embryon avait le pouvoir de modifier entre certaines limites le poids de la graine, ce qui est conforme à l'idée que l'on se fait de la nutrition de la graine.

On peut donc considérer la plante mère comme intervenant de deux manières différentes sur l'embryon :

- 1° comme porteur de gènes ;
- 2° comme milieu nutritif.

On a recherché si cette interprétation était utile pour comprendre les résultats obtenus en deuxième génération.

B. Poids des graines en deuxième génération.

1) Poids moyen des graines.

a) Le Délicieux $\times$ Très hâtif d'Arras ($D \times A$).

Si l'on calcule le poids moyen d'une graine on trouve chez l'hybride F_2 , 0 gr. 33 pour la graine ronde et 0 gr. 30 pour la graine ridée. Le poids moyen des parents est 0 gr. 38 pour la variété ridée, 0 gr. 29 pour la variété ronde en 1932.

Supposons que le poids d'une graine A et le poids d'une graine D constituent un couple de caractères indépendant de la forme de la graine et se disjoignant en F_2 , nous devons avoir, pour le poids moyen des graines F_2 le même chiffre qu'il s'agisse des graines ridées ou des graines rondes. L'expérience montre qu'il n'en est pas ainsi et par conséquent il semble que le poids des graines ne peut être interprété comme suivant strictement les lois de MENDEL.

A priori, d'ailleurs, on peut considérer le poids des graines

comme la résultante des caractères pondéraux de chaque constituant et il y a lieu de rechercher pour chacun d'entre eux si la loi de MENDEL s'applique. En réalité il est difficile de faire ce travail pour chaque Pois pris individuellement, mais on peut admettre le phénomène mis en valeur par nos expériences précédentes. Il y a

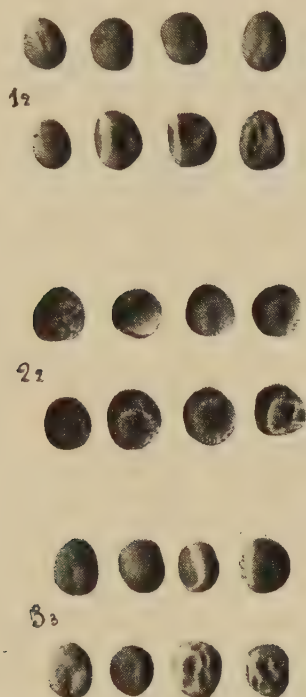


Fig. 14. — Photographie montrant la disjonction nette en F_2 des formes ridées et rondes pour 1_2 et 3_3 et l'existence de formes intermédiaires pour le croisement 2_2 .

1_2 .	<i>Pisum sativum</i>	Le Délicieux	×	Très hâtif d'Arras.
2_2 .	—	—	×	<i>Pisum arvense</i> .
3_3 .	—	Ridé de Knight	×	Nain vert.

chez le Pois ridé, un arrêt prématuré dans la synthèse de l'amidon ; cet arrêt, s'il n'est pas compensé par d'autres formations, influe sur le poids final de la graine qui sera moindre pour le grain ridé que pour le grain rond. C'est précisément ce que nous trouvons soit 0 gr. 33 pour le Pois rond et 0 gr. 30 pour le Pois ridé.

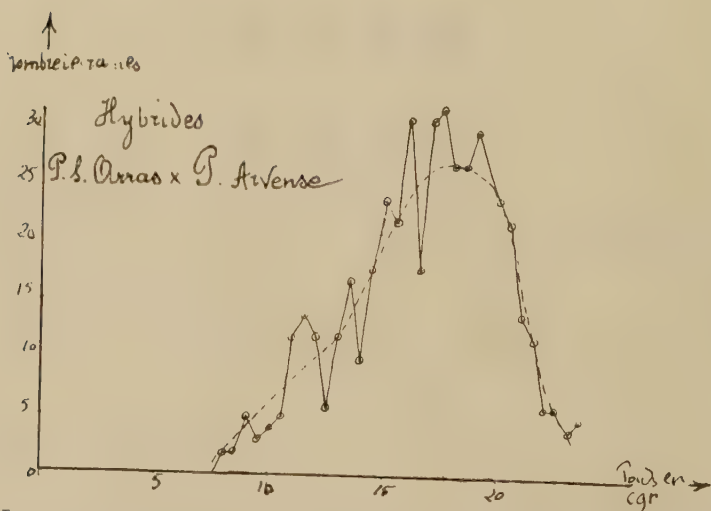
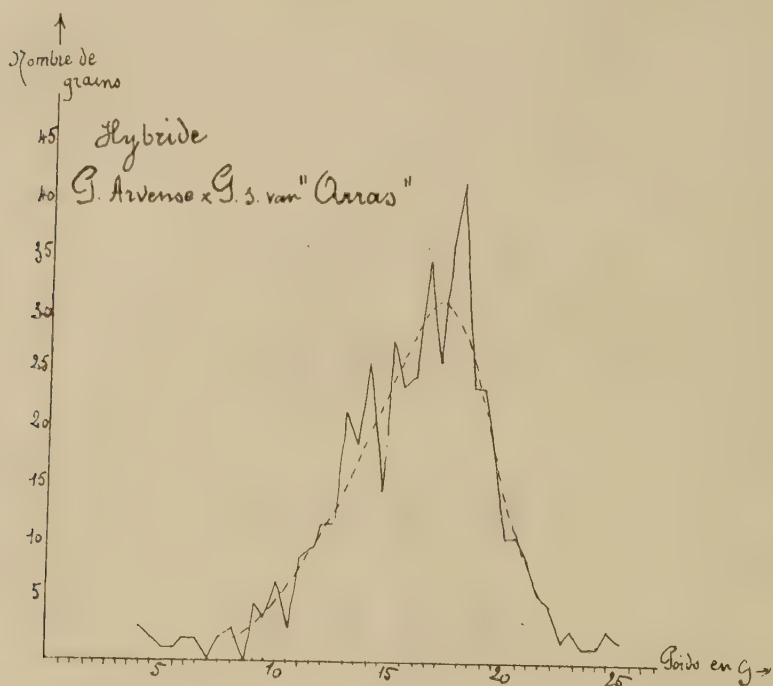


Fig. 15 et 16. — Polygone de variations du poids en centigrammes des graines de l'hybride *Pisum arvense* × *Pisum sativum* var. Très hâtif d'Arras et du réciproque en F_2 .

Il résulte de ces observations et de la discussion que le poids de la graine mûre, qu'il s'agisse de lignées pures ou d'hybrides, dépend en fait de l'activité de condensation des glucides solubles en amidon.



Fig. 17. — Polygones de variation du poids des graines en centigrammes (graine par graine). La courbe de l'hybride F_2 ne présente pas une allure bien différente de celle des variétés pures.

Ces différences entre graines rondes et graines ridées dans les hybrides F_2 se retrouvent d'ailleurs pour les croisements d'autres variétés. On a obtenu les poids moyens suivants en 1933 :

Nain vert. . . . 0 gr. 21
 Ridé de Knight. 0 gr. 33
Pisum arvense . 0 gr. 12
 Le Délicieux. . 0 gr. 38

Ridé de Knight $\times$ nain vert rond. 0 gr. 26
 — ridé. 0 gr. 24
 Le Délicieux $\times$ *P. arvense* rond . 0 gr. 22
 — ridé . 0 gr. 20

Ces résultats qui, par eux-mêmes, ne paraissent pas absolument décisifs, montrent des variations dans le même sens de l'ordre de

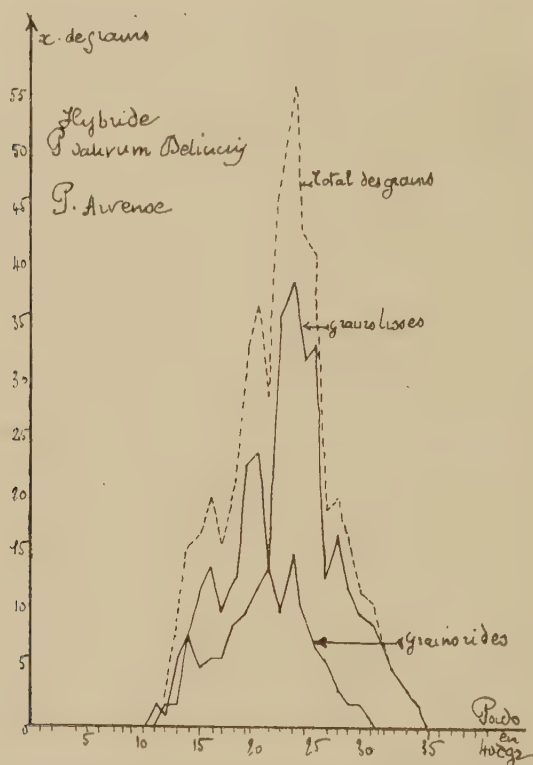


Fig. 18. — Polygone de variation du poids des graines en centigrammes des hybrides F_2 ridé et lisse comparés à l'ensemble.

celles que l'on pourrait attendre de l'application théorique des résultats obtenus pour les croisements précédents.

Si le poids des graines dépend de l'activité de synthèse de l'embryon comme le montrent les résultats précédents, ce poids ne semble pas être entièrement déterminé par elle. C'est du moins ce que feront ressortir les mesures suivantes :

On a pesé graine par graine au centigramme près, 500 graines

de l'hybride F_2 Le Délicieux $\times$ *P. arvense* ainsi que 500 graines de chacun des parents de la récolte 1933. On a construit des courbes en portant en ordonnées le nombre de graines et en abscisse le poids des graines.

L'allure de ces courbes, sauf l'étalement, est semblable, qu'il s'agisse de l'hybride ou des parents. L'analogie est encore plus frappante si l'on range les graines pour chaque sorte de plantes suivant le même nombre de classes.

Si nous avions eu une disjonction en bloc du poids des graines en 2^e génération, nous n'aurions pas obtenu pour l'hybride une courbe régulière, mais deux maxima ou tout au moins des paliers correspondant à cette disjonction; de plus l'étalement de la courbe de l'hybride devrait être beaucoup plus considérable.

Le poids moyen d'une graine est le suivant pour la récolte 1933 :

Pisum arvense = 0,12 F_2 . *P. arvense* $\times$ T. h. d'Arras = 0 gr. 167.
Le réciproque = 0 gr. 197.

Très hâtif d'Arras = 0,29.

Le Délicieux = 0,38. *P. arvense* $\times$ Le Délicieux = 0,21. Le réciproque = 0 gr. 22.

On constate une tendance à donner un poids plus élevé en F_2 lorsqu'il s'agit de la combinaison : Variété à grosses graines $\times$ Variété à petites graines, que lorsqu'il s'agit du réciproque. Ceci demande une confirmation, mais les résultats se trouvent être dans ce sens pour les croisements étudiés.

Il n'y a donc pas, en seconde génération, pour les hybrides étudiés, une disjonction totale du poids des graines et, pour cette raison purement génétique ajoutée à bien d'autres, nous ne pouvons considérer le poids de la graine comme un caractère mendélien simple.

Mais il ne faut pas s'interdire pour cela de rechercher le processus de l'hérédité pour chacun des éléments dont l'ensemble constitue le poids de la graine.

Les plantes F_1 , surtout dans les croisements entre variétés, ont des caractères végétatifs assez homogènes. Il n'y a donc pas lieu, pour la graine, de supposer l'intervention de la quantité de matériaux fournis à l'ovule F_2 pour réaliser une disjonction. Seules peuvent entrer en jeu les propriétés catalytiques de l'embryon comme, par exemple, le pouvoir de condensation des glucides solubles en amidon. La plante mère agirait donc pour les graines F_2

dans le sens de l'uniformité, l'embryon dans celui d'une disjonction.

La plante mère agit ici encore de deux façons :

1° Comme porteur de gènes ;

2° A la façon du milieu comme agent de nutrition. Or, les propriétés végétatives de la plante mère dépendent en ce qui concerne l'hérédité, de la graine de la génération qui lui a donné naissance, ici F_1 .

Il apparaît qu'en F_2 le poids de la graine dépend : 1° de la génération F_1 pour la nutrition ; 2° de la génération F_2 pour les propriétés de synthèse de l'embryon.

Ceci explique la difficulté de trouver une loi numérique car en réalité il y a un mélange de générations. Ces considérations peuvent être valables pour d'autres plantes que le *Pisum*.

En résumé, le poids de la graine apparaît comme une propriété très complexe pour laquelle, même si le milieu est constant, on est obligé de considérer un certain nombre de conditions particulières à la formation des graines.

Ce que nous constatons, c'est la résultante des propriétés pondérales de chaque composant, dont nous ne connaissons pas pour le moment le mode de transmission ni la dépendance vis-à-vis des autres.

Notre travail montre qu'il est utile de prendre les considérations et séparément :

1° la quantité de matériaux nutritifs susceptible d'être fournie par la plante mère ;

2° les propriétés catalytiques de l'embryon.

C'est-à-dire que le poids de la graine dépend, en ce qui concerne l'hérédité, d'au moins deux générations dont les effets sont superposés.

CONCLUSIONS

Nous avons effectué des croisements entre plusieurs variétés de Pois à graines lisses et à graines ridées, ainsi que le croisement entre *Pisum sativum* et *Pisum arvense*.

Parmi les diverses propriétés étudiées chez les parents et chez les hybrides, le taux d'amidon de la graine mûre et sèche se transmet suivant des règles mendéliennes.

Il existe une corrélation entre la forme et la composition en glucides. Les variétés à graines ridées que nous avons étudiées présentent le taux d'amidon le plus bas. Toutefois, des compositions très voisines, sinon les mêmes, sont fournies par des graines différant par l'aspect, tels les Pois ronds et les Pois bossués.

L'examen de la teneur en azote total des parents et des hybrides montre que cette teneur ne peut pas être interprétée par des règles de MENDEL appliquées à un seul caractère.

Enfin le poids de la graine, même dans des conditions uniformes de milieu, ne peut pas non plus être interprété comme un caractère mendélien simple, mais doit être analysé comme une propriété complexe, dans laquelle il faut tenir compte :

- a) des propriétés nourricières de la plante mère ;
- b) des propriétés catalytiques de l'embryon pour chaque composant de la graine.

Résultats. — Les variétés de Pois étudiées, à graines lisses et les variétés à graines ridées présentent des différences nettes de composition notamment en ce qui concerne les glucides solubles et l'amidon.

En dehors de l'aspect extérieur, les analyses biochimiques de la graine au repos ainsi que l'évolution physiologique de cette graine, soit pendant sa formation, soit pendant la germination, nous permettent de préciser la distinction qu'il y a lieu de faire entre les deux groupes de variétés.

1° Si le pois ridé renferme quand il est mûr plus de glucides solubles et moins d'amidon que le pois rond et s'il est plus hydraté,

c'est que son évolution glucidique est limitée à un stade que dépasse nettement le pois rond.

La richesse du pois ridé sec en glucides solubles tient moins à une véritable abondance de ces produits qu'à une incapacité partielle de la graine à les condenser en amidon. La différence du taux d'amidon entre les deux variétés s'explique donc par une différence dans les propriétés catalytiques de l'embryon plutôt que par une différence dans l'abondance des matériaux fournis par la plante mère.

2° Ces propriétés sont héréditaires. En effet, les diverses générations des variétés pures présentent toujours pour la graine, des compositions en amidon et glucides solubles et des proportions d'eau à la maturation, comparables dans les conditions de milieu envisagées.

3° Les plantes cultivées dans des conditions de milieu assez différentes ont produit des graines dont la composition en amidon ne présente que des variations faibles, les différences dues à l'hérédité l'emportant de beaucoup.

4° Le matériel ainsi défini a servi à effectuer un certain nombre de croisements.

Si l'examen morphologique des graines nous a permis de vérifier pour ce matériel les règles numériques de MENDEL, l'examen biochimique en ce qui concerne le taux d'amidon de la graine nous permet de vérifier ces règles avec plus de précision. Cette vérification a été faite pour la première, deuxième, troisième génération et pour les produits de croisement des descendants avec les parents.

Réciproquement, cette vérification nous conduit à considérer l'excès d'amidon de la variété lisse sur la variété ridée comme un seul caractère mendélien. En effet, cet excès un peu supérieur au tiers du contingent amylicé de la graine ronde peut se traduire par l'expression présence-absence, présence de l'excès dans le pois lisse, absence dans le pois ridé.

Ce caractère est dominant en F_1 et se disjoint en F_2 , en même temps que l'aspect lisse et l'aspect ridé, d'une manière plus précise qu'on ne peut l'espérer d'après la comparaison des formes des graines.

6° Le fait qu'en première génération, le porte graine restant le même, il a suffi de l'intervention du grain de pollen de la variété

ronde pour déterminer dans l'ovule de la variété ridée une activité amylogène qui conduit à un taux d'amidon semblable à celui de la variété ronde montre, en plus de l'argument physiologique, qu'il s'agit bien là d'une propriété spécifique de l'embryon.

7° Cette dernière propriété peut être mise en parallèle avec une activité diastasique synthétisante vis-à-vis de l'amidon, particulière à cet embryon.

Cette hypothèse nous conduit à envisager le mécanisme de la dominance du caractère étudié à la lumière du mécanisme des actions diastasiques. Dans ce cas la différence entre les deux variétés proviendrait d'une différence d'activité diastasique ou de quantité de diastases amylogènes.

Cette hypothèse permet d'expliquer la dominance totale, sans dilution, du caractère amy lacé chez les Pois hétérozygotes.

BIBLIOGRAPHIE

I. — Génétique.

1913. BATESON (W.). — Mendel's Principles of Heredity. *Cambridge University Press*, 1913, 413 p.
1905. BATESON (W.) and KILBY. — Peas. (*Rep. Evol. Comm.*, 2, 1905, 55, 80).
1910. BACCARINI (P.). — Intorno al comportamento di una razza ibrida di Piselli. *Nuovo Giorn. bot. ital. Nuova serie*, vol. XVIII, fasc. III, 1910 et vol. XVIII, fasc. III, 1911.
1928. BLARINGHEM (L.). — Principes et formules de l'Hérédité mendélienne. Paris, Gauthier-Villars, éd., 1928.
1913. — Le perfectionnement des Plantes. Paris, Flammarion, 1913.
1919. — Les problèmes de l'Hérédité expérimentale, 1919.
1931. BLARINGHEM (L.), BRIDEL (M.) et BOURDOUIL (C.). — Dominance du caractère amyliacé chez les hybrides de Pois en 1^{re} génération. *C. R. Acad. des Sci.*, 1931, 193, p. 1135.
1933. BOURDOUIL (C.). — Le caractère amyliacé chez les Hybrides de Pois en 1^{re} génération. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1933, 15, p. 790.
1908. DARBISHIRE (A. D.). — On the Result of Crossing round with wrinkled Peas with a special Reference to their Starch grains. *Proc. Roy. Soc.*, London B 80, 1908, pp. 122-135.
1908. — Breeding and the Mendelian discovery. London Cassel and Co, 292 p.
1906. DENAÏFFE. — Les Pois potagers. Paris, J.-B. Baillière et F., 1906, 288 p.
1903. GRÉGORY (R. P.). — The seed-characters of *Pisum sativum*. *The new Phytologist*, 2, 1903, pp. 222-228. 1 fig.).
- 1903-1904. HURST (Ch.). — Experiments in the Heredity of Peas. *J. Roy. Hort. Soc.*, 1903-1904, 28, pp. 483-494.
1910. — Mendelian characters in Plants, animals and man. *Verh. natur. Ver. Brünn*, 49, 1910, 192, 213, p. 201.
1923. KAJANUS (B.). — Genetische studien an *Pisum*. *Zsch. f. Pfl. Zucht.*, 1923, 9, 122.
1924. — Zur Genetik der *Pisum* Samens. *Hereditas*, 1924, 5, p. 14.
1915. KAPPERT (H.). — Untersuchungen an Mark, Kneifel, und Zuchererbbsen und ihren Bastarden. *Zsch. f. ind. Abst. u. Vererb.*, 1915, 13, pp. 1-57.
1920. — Untersuchungen über der Merkmalskomplex glatte runzlige Samen ober fläche bei der Erbse. *Zsch. f. Abst. u. Vererb.*, 1920, 24, pp. 185-210.
- 1904-1905. LOCK (R. H.). — Studies in Plant Breeding in the Tropics. *Ann. Roy. Bot. Gard. Peradenya*, 1904, 2, pp. 299-356 et 1905. pp. 357-414.
1907. — The present state of Knowledge of Heredity in *Pisum*. *Ann. Roy. Bot. Gard. Peradenya*, 1907, 4, pp. 93-111.
1926. MAIGE (A.). — Observations sur l'amylogénèse dans les cotylédons du Pois. *C. R. Acad. des Sc.*, 1926, 183, p. 669.

1865. MENDEL (Gregor). — Versuche über Pflanzenhybriden. *Verh. naturf. Ver. Brünn*, 1865, 4, p. 3-47. Réimprimé in-vol. 49, 1910, et dans *Ostwald's Klassiker der exacten Wissenschaften*, n° 121, et traduction française dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1908.
1918. MEUNISSIER (A.). — Expériences génétiques faites à Verrières. *Bull. Soc. Nat. d'acclim. de France*, 1918, 32 p., v. p. 5-13.
1918. — Observations sur l'Hérédité du caractère « Pois à trois cosses » et du caractère « Pois Chenille ».
1924. NEURMANN (O.). — Ueber den Einfluss des Alters auf die Vererbung einiger Samen Merkmale bei Erbsen. *Hereditas*, 1924, pp. 97-128.
1922. PAERELS (J. J.), TIEBBES (K.) et UPKHOFF (J. C. Th.). — Bijdragentot de Kennes van enkele Hollandsche Groente-erwten I. *Genetica*, 1922, 4, pp. 23-31.
1928. RASMUSSEN. — Genetically changed linkage values in *Pisum*. *Hereditas*, 1928, 10, p. 1.
1923. SIRKS (M. J.). — Die Verschiebung genotypischen Verhaltpeskahlen innerhalb Populationen laut matematische Berechnung und experimentellen Prüfung. *Med. Landbouwhoogeschool Wageningen*, 26, 1923, 40 p., 13 fig.
1927. SVERDRUP (A.). — Linkage and independant inheritance in *Pisum sativum*. *Journal of Genetics*, 17, pp. 221-251, 1927.
1923. TEDIN (Hans). — Ein mutmassliche Verlustmutation bei *Pisum*. *Hereditas*, 1923, 4, pp. 33-43, 1 fig.
1900. TSCHERMAK (E. von). — Ueber künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. *Zsch. Landw. Vers. Wesen Oesterreich*, 1900, 3, pp. 465-555.
1900. — Ueber Kunstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. *Ber. D. Bot. Ges.*, 1900, 18, pp. 23-239 et *Biol. Centrblatt*, 1900, 20, pp. 593-595.
1901. — Weitere Beiträge über Verschiedenwerthigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. *Zsch. landw. Vers. Wesen Orsterreich*, 1901, 4, pp. 641-731 et *Ber. D. Bot. Ges.*, 1901, 19, pp. 35-51.
1902. — Ueber die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge. *Zsch. landw. Vers. Wesen Oesterreich*, 1902, 5, pp. 781-861.
1902. — Ueber Correlation zwischen vegetativen und sexualen Merkmalen an Erbsenmischlingen. *Ber. D. Bot. Ges.*, 1902, 20, pp. 17-21.
1904. — Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. *Beit. z. Bot. Centrblatt*, 1904, 16, pp. 11-35.
1905. — Die Mendelsche Lehre und die Galtonsche Theorie von Ahnenerbe. *Arch. f. Rass. u. Ges. Bol.*, 1905, 2, pp. 666-672.
1912. — Bastardierungversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rucksicht auf die Faktorenlehre. *Zsch. ind. Abst. u. Vererb.*, 1912, 7, pp. 81-234.
1919. — Ueber Zuchtung landwirtschaftlich und gärtverich wichtiger Hulsenfruchter. *Arb. D. L. G. für Oesterreich heft*, 1919, 4, pp. 80-106.
1922. — Ueber die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*. *Zsch. f. Ind. Abst. u. Vererb.*, 1922, 28, pp. 23-29.
1911. VILMORIN — *Pisum*. IV^e Conf. int. Génétique, Paris, 1911, pp. 51, 368 et 372.
1911. VILMORIN et BATESON. — A case of gametic coupling in *Pisum*. *Proc. Roy. Soc.*, 1911, 84, p. 9-11.
1925. WELLENSIEK (S. J.). — *Pisum* crosses. *Genetica*, 1925, 7, pp. 1-64; 7, pp. 337-364.

1925. — Genetic monograph on *Pisum*. *Bibliographia Genetica*, 1925, 2, pp. 343-474.
1917. WHITE (D. E.). — Studies of Inheritance in *Pisum*. The present state of Knowledge of Heredity and Variation in Peas. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 1917, 56, pp. 487-589.
1923. YULE (Udny). — The Progeny in Generations F_{12} to F_{17} of a cross between a yellow wrinkled and a green round seeded Pea ; A Report of Data afforded by Experiments initiated by the late A. D. Darbishire. M. A. in 1905 and conducted by him until his Death in 1915. *J. Gen.*, 1923, 13, pp. 255-331.

II. — Techniques et données biochimiques.

1917. BAILLY (O.). — La loi d'action des masses régit-elle les réactions diastatiques. *Journ. Pharm. Chim.*, 1917, 16, p. 161.
1906. BERTRAND (Gabriel). — Sur le dosage des sucres réducteurs. *Bull. Soc. Chim.*, 1906, 35, pp. 1285-1299.
1909. — Les ferments solubles ou diastases. *Revue scientifique*
1923. BOUILLON (J.). — Appareil de laboratoire permettant de dessécher les matières organiques sans les altérer. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1923, 5, p. 268.
1931. BOURDOUIL (C.). — Sur une méthode biochimique de dosage de l'amidon dans les plantes. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1931, 13, p. 809.
1929. — Sur la variation de composition de la banane au cours de la maturation. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1929, 11, p. 1129.
1901. BOURQUELOT (Em.). — Recherche dans les végétaux du sucre de canne à l'aide de l'invertine et des glucosides à l'aide de l'émulsine. *C. R. Ac. des Sc.*, 1901, p. 133 et *Journ. Pharm. Chim.*, 1901 (6), 14, p. 481.
1903. — Généralités sur les ferments solubles qui déterminent l'hydrolyse des polysaccharides et des glucosides. *Journ. Pharm. Chim.*, 1903 (6), 17, p. 409.
1907. — Sur l'emploi des enzymes comme réactifs dans les recherches de laboratoire. Enzymes hydratant hydratases. *Journ. Pharm. Chim.*, 1907 (6), 25, pp. 6 378.
1912. BOURQUELOT (Em.) et BRIDEL (M.). — Sur une réaction synthétisante de l'émulsine. *Journ. Pharm. Chim.*, 1912 (7), 5, p. 569.
1912. — Synthèse des glucosides d'alcool. La réversibilité des actions fermentaires. *Journ. Pharm. Chim.*, 1912 (7), 6, pp. 56, 97 et 164.
1919. — Synthèse biochimique du cellobiose à l'aide de l'émulsine. *C. R. Ac. des Sc.*, 1919, 168, p. 1016.
1912. BOURQUELOT (Em.) et HÉRISSEY (H.). — Du choix de la levure dans l'application des procédés biochimiques à la recherche des sucres et glucosides. *Journ. Pharm. Chim.*, 1912 (7), 6, p. 246.
1913. BOURQUELOT (Em.), HÉRISSEY (H.) et COIRRE. — Synthèse biochimique d'un sucre du groupe des hexobioses, le gentiobiose. *Journ. Pharm. Chim.*, 1913, (7), 8, 441.
1922. BRIDEL (M.). — La synthèse biochimique des hexobioses. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1922, 4, p. 329.
1926. — Réflexions sur les diastases et leur spécificité. *Journ. Pharm. et Chim.*, 1926 (8), 3, p. 401.
1928. BRIDEL (M.) et DESMAREST (M.). — Sur un procédé permettant d'extraire

- du tourteau d'amande amère l'amygdaloside et l'émulsine. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1928, 10, p. 373.
1932. — et BOURDOUIL (C.). — Sur l'évolution des glucides au cours de la formation de la graine de deux variétés de Pois. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1932, 14, p. 214.
1902. BROWN (A.). — Enzymaction. *Journ. of Chem. Soc.*, avril 1902, pp. 373-378.
1918. COLIN (H.) et CHAUDUN (A.). — Sur les actions diastasiques. *C. R. Ac. des Sc.*, 1918, 167, pp. 208 et 338.
1922. — *C. R. Ac. des Sc.*, 1922, 174, p. 218.
1929. — *C. R. Ac. des Sc.*, 1929, 188, p. 1291.
1930. — *C. R. Ac. des Sc.*, 1930, 191, p. 163.
1928. COLIN (H.) et FRANQUET. — La genèse de l'amidon dans le Haricot. *C. R. Ac. des Sc.*, 1928, 187, p. 309.
1928. COMBES (R.). — La vie de la cellule végétale.
1898. CROFT HILL. — *J. Chem. Soc.*, 73, 634, 1898.
1923. FABRE et PÉNAU. — Recherches sur les ferments amylolytiques. *Bull. Soc. Chim. biol.*, 1923, 5, pp. 897 et 911.
1902. HÉRISSEY (H.). — Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des mannanes et des galactanes chez les végétaux. *Thèse Doct. ès sc.*, Paris, 1902-1903.
1926. MAIGE (A.). — Variation du seuil de condensation amylogène dans diverses cellules de la plante. *C. R. Ac. Sc.*, 1926, 182, p. 588.
1925. MAIGE (A.). — Réaction amylogène uniloculaire ou pluriloculaire des plastas. *C. R. Ac. des Sc.*, 1925, 181, p. 1157.
1926. — Observations sur la digestion de l'amidon dans les cellules cotylédonaire de diverses Légumineuses. *C. R. Soc. Biol.*, 1926.
1931. — Remarques au sujet du mécanisme physico-chimique de la condensation amylogène. *C. R. Ac. des Sc.*, 1931, 193, p. 602.
1928. MAIGE (A.). — Conditions physiologiques de la réaction amylogène uniloculaire ou pluriloculaire des plastas. *C. R. Ac. des Sc.*, 1928, 186, p. 1644.
1882. MUNTZ. — *C. R. Ac. des Sc.*, 1882, 94, 453.
1913. TAURET. — Sur la présence du stachyose dans le Haricot et les graines de quelques Légumineuses. *Bull. Soc. Chim.*, 1913, 13 (4), p. 176.
1913. VICTOR (Henri). — Lois générales de l'Action des Diastases. *Thèse*, Paris, 1903.
1909. VINTILESCO. — Etude de l'action des ferments sur le stachyose. *Journ. Pharm. Chim.*, 1909, 30, 167.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Exposer et discuter les faits positifs mettant en évidence la disjonction mendélienne dans les états haploïdes des hétérozygotes.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 22 mars 1934,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

